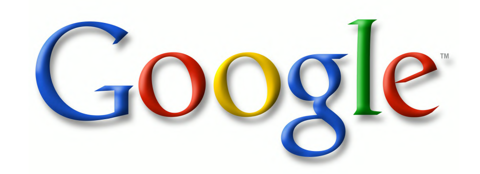




Die

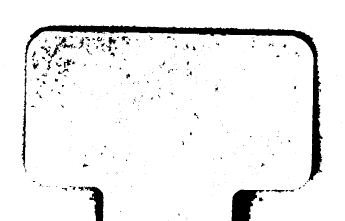
NEURONENLEHRE

und ihre Gegner.

Von

A. Hoche.
Strassburg i. E.

Berlin 1899.
Verlag von August Hirschwald.
NW. Unter den Linden 68.



Die
NEURONENLEHRE
und ihre Gegner.

Von

A. Hoche,
Strassburg i. E.

Berlin 1899.
Verlag von August Hirschwald.
NW. Unter den Linden 68.

Vorwort.

Die nachstehende Abhandlung ist die Neubearbeitung eines von mir auf der diesjährigen Jahresversammlung deutscher Irrenärzte in Halle am 22. April erstatteten Referates: „Ueber den gegenwärtigen Stand der Neuronenlehre“ (abgedruckt in der Berliner klin. Wochenschrift No. 25—27). Manches, was dort nur gestreift worden ist, hat hier, unter Verwerthung der in der Diskussion seither hervortretenden Gesichtspunkte, ausführlicher behandelt werden können; inzwischen erschienene Arbeiten und ältere, die mir entgangen waren, haben Berücksichtigung gefunden.

Meine allgemeinen Anschauungen und damit die Schlusssätze sind unverändert geblieben.

Strassburg, im September 1899.

Der Verfasser.

Die Neuronenlehre ist älter als ihr Name.

Als Waldeyer[1]) 1891 seine bekannte Zusammenstellung: „über einige neuere Forschungen im Gebiete der Anatomie des Centralnervensystemes" veröffentlichte, in welcher er für die in sich abgeschlossenen Einheiten im Nervensystem den Namen „Neurone" einführte, münzte er im richtigen Moment ein glücklich gewähltes Wort, welches bestimmten anatomischen und physiologischen Anschauungen, die mehr oder weniger klar bewusst schon allgemein verbreitet waren, zu einem concreten Ausdruck verhalf.

Nach Zusammenfassung und Sichtung der zahlreichen in der Litteratur vorliegenden Einzelthatsachen, formulirte er als das Wesentliche der zur Zeit gültigen Vorstellungen von Bau und Function der nervösen Elemente die Lehre, dass das ganze Nervensystem zusammengesetzt sei aus zahllosen in sich abgeschlossenen Einheiten, die nicht mit einander verschmelzen, nur durch Contact in gegenseitige Beziehungen treten und, indem sie übereinander aufgebaut sind, die leitende Bahn bilden für die physiologischen Erregungsvorgänge im peripherischen und centralen Nervensysteme (Neurone erster, zweiter u. s. w. Ordnung; neuere Bezeichnungen: Archineuron, Teleneuron, intermediäres Neuron). Der Name, den Waldeyer für diese entwickelungsgeschichtliche, histologische und functionelle Einheit einführte, das Neuron, hat sich trotz der sprachlichen Einwendungen

[1]) Deutsche medicin. Wochenschrift. 1891. No. 44—50.

Köllicker's[1]), der vorschlug, anstatt „Neuron“ zu sagen: „Nervenbäumchen“, „Neurodendron“ oder „Neurodendridion“; rasch eingebürgert und hat mit einer Geschwindigkeit Verbreitung gefunden, wie kaum jemals ein frischgeschaffenes Wort in der wissenschaftlichen Welt.

Der Grund für diese schnell erworbene Popularität der Neuronenlehre war nicht nur die sinnfällige Klarheit der Bilder, wie sie die Silberimprägnirungsmethoden anscheinend einwandsfrei lieferten, nicht nur die Einfachheit der Auffassung vom Bau des Nervensystems, die sich in ihr aussprach, sondern eben so sehr der Umstand, dass experimentelle und pathologische Erfahrungen sich mit der Neuronenlehre in glücklicher Weise ohne Rest zu decken schienen.

Die Thatsachen der menschlichen und der thierexperimentellen Degenerationslehre hatten schon vorher ihre Deutung in Anschauungen gefunden, die „Neuronenlehre“ waren, ohne diesen Namen zu tragen, und die Forel[2]) in seinem Aufsatze: „einige hirnanatomische Betrachtungen und Ergebnisse“ zuerst klar ausgesprochen hatte.

Von der entwicklungsgeschichtlichen Seite her führten die an den Namen His[3]) sich anknüpfenden, (von ihm selbst und Anderen durchgeführten) Untersuchungen über Entstehung und Wachsthum der Nervenfasern dem gleichen Ziele zu, und die zahlreichen Arbeiten, die sich auf die Golgi'sche Methode in ihren mannigfachen Modificationen stützten, nicht zum wenigsten die von Ramon y Cajal, schienen für alle theoretischen Forderungen die handgreiflichen Beweise zu geben.

Es war dadurch zu einer dankbaren Aufgabe geworden, die bekanntlich in den letzten Jahren zu wiederholten Bearbeitungen (Goldscheider, Flatau u. A.) gelockt hat, den Consequenzen der Neuronenlehre nachzugehen, wie sie sich sowohl für unsere

---

[1]) Handbuch der Gewebelehre des Menschen. VI. Aufl., 2. Bd.

[2]) Archiv für Psychiatrie. Bd. XVIII.

[3]) Vergl. sein zusammenfassendes Referat: ,,Histogenese und Zusammenhang der Nervenelemente" auf dem internationalen medicin. Congress 1890. — Archiv für Anatomie und Physiologie, anatomische Abtheil. Suppl.-Bd. 1890. S. 95.

physiologischen Anschauungen über die Function der nervösen Centralorgane, wie für die Pathologie und Diagnostik des Nervensystemes im Einzelnen ergeben.

Man hört dabei hier und da nicht nur die Befriedigung über das Erreichte, sondern auch ein gewisses ästhetisches Vergnügen durchklingen über die reinliche Scheidung der Elemente und die saubere zierliche Anordnung in der Architectonik des Nervensystems.

Die ruhige Sicherheit, mit der seit Jahren sowohl Physiologie wie Pathologie die unter dem Namen der Neuronenlehre zusammengefassten Anschauungen der Verwerthung ihrer Untersuchungen am Nervensystem zu Grunde legten, erscheint nun in allerneuster Zeit stark bedroht durch Angriffe, die auf Grund neuer Thatsachen die Neuronenlehre für nicht genügend begründet, für falsch, ja bereits als definitiv abgethan bezeichnen und behandeln. Es soll die Aufgabe der nachfolgenden Blätter sein, diesen Fragen gegenüber Stellung zu nehmen.

Der nächstliegende Schauplatz für die Entscheidung der hierbei in Betracht kommenden Fragen ist nun zwar das Gebiet der rein anatomischen Untersuchung; für den Neurologen und Psychiater, wie für den Standpunkt des Pathologen überhaupt ist indessen die Sache damit nicht erledigt; feststehende Ergebnisse der klinischen Beobachtung in Verbindung mit ihrer pathologisch-anatomischen Controle sind als gleichwertige Factoren mit in Rechnung zu setzen, wenn es sich, wie bei der Neuronenlehre, um Fragen der feineren Structur und Architectonik des Nervensystemes handelt. Wir müssen auch bei der neuesten Phase der Discussion über die Neurone prüfen, wie weit die anatomischen Resultate mit den auf möglichst zahlreichen anderen Wegen gewonnenen Ergebnissen übereinstimmen, um so mehr, als die Erfahrung lehrt, dass die anatomischen Anschauungen in Bezug auf das Nervensystem vielfach stehen und fallen mit dem Kommen und Gehen von neuen Methoden der mikroskopischen Färbetechnik.

Es wird sich empfehlen, als Basis der Verständigung zunächst eine kurze Umgrenzung des Begriffes „Neuron" nach den bis Kurzem kaum bestrittenen Anschauungen zu geben.

Ein „Neuron" besteht — ganz allgemein gesagt — aus einer Ganglienzelle und ihren Verästelungen; im engeren Sinne, und speciell vom Gesichtspunkte der Function aus gesehen, aus Ganglienzelle, Axencylinderfortsatz, Collateralen und Endverzweigung.

Es könnte als einzelne „Zelle“ aufgefasst werden, wenn dem nicht die oft gewaltige Längenentwickelung des einen Fortsatzes und die allerdings nicht unbestrittene Thatsache entgegenstände, dass der peripherische Theil des Neurones, der Axencylinder, wenn er auch zu seinem Fortbestande des Zusammenhanges mit der Ganglienzelle bedarf, doch wahrscheinlich in dem Acte der Assimilation des Nahrungsmateriales selbstständig ist.

Die Silberimprägnirungs-Methoden haben uns in Bezug auf die beträchtliche Mannigfaltigkeit der äusseren Formen der Ganglienzellen und ihrer Verzweigungen eine Fülle von Thatsachen kennen gelehrt, die uns indessen hier, wo es sich um das Principielle handelt, nur zum kleinen Theile interessiren.

Der seit Deiters aufgestellte Unterschied zwischen zwei Arten von Fortsätzen — ein Unterschied, der sehr verschieden deutlich ausgeprägt sein kann — besteht auch heute noch zu Recht; wir kennen 1. Protoplasmafortsätze (Dendriten), die einen eigentlichen Theil der Zelle selbst darstellen, und 2. den Axencylinderfortsatz (Axon, Neuraxon, Neurit, Stammfortsatz u. s. w.), dessen weiteres Verhalten, je nachdem er sich in eine markhaltige Nervenfaser fortsetzt, oder bald nach seinem Abgange in Zweige zerfällt, als unterscheidendes Merkmal zwischen zwei Typen von Ganglienzellen aufgestellt worden ist. Von den weithin ungetheilt verlaufenden Axonen der Zellen vom ersten Typus gehen feine Seitenästchen, die Collateralen ab, die sich ebenso, wie das definitive Ende der Axone, in feine Endverzweigungen aufsplittern. Diese freien Endverzweigungen umgeben in mannigfacher Form Ganglienzellen-Kopftheile neuer Neurone, oder enden in peripherischen Organtheilen (Muskelfasern u. s. w.). Die Verzweigungen der Axone der Zellen vom zweiten Typus gehen nach der herrschenden Lehre nicht, wie man zeitweise annahm, eine echte Netzbildung ein, sondern bilden untereinander ein Filzwerk feinster Fäserchen (Neuropilem, Neuropil, identisch mit Leydig's „Punktsubstanz“), in welchem bei allseitiger freier Endigung der Faserbäumchen die Möglichkeit mannigfacher Contactbeziehungen von Endbäumchen mit Ganglienzellen oder von Endverzweigung mit Endverzweigung gegeben ist.

Die Endverzweigungen der Axone dienen, wie man annimmt, der Uebertragung der nervösen Reizvorgänge; die Be-

deutung der Protoplasmafortsätze wird dagegen sehr verschieden beurtheilt; theils gelten sie als vorwiegend der Nahrungsaufnahme dienende Zelltheile, theils als Empfänger der Reize von Seiten der Endverzweigungen anlangender Fasern, theils als Träger beider Functionen; in jedem Falle wird als das Wesentliche an ihnen betrachtet die mächtige Oberflächenvergrösserung, welche die Ganglienzelle durch den Besitz der stellenweise colossal entwickelten Protoplasmafortsätze erfährt.

Von den Anschauungen über die Lebensthätigkeit des Neurones ist wohl die wichtigste und am besten begründete die, dass sich Ganglienzelle und Axencylinderfortsatz gegenseitig in ihrer Existenz bedingen, d. h. dass der Axencylinder — und auf der motorischen Bahn das dazugehörige Stück Muskelfaser — mit Sicherheit zu Grunde geht, wenn seine Zelle vernichtet wird oder erkrankt, oder wenn er von ihr abgetrennt wird (Waller'sches Gesetz), dass andererseits die Zelle bestimmten gesetzmässigen („retrograden") Veränderungen unterliegt, wenn ihr peripherischer Axencylindertheil gereizt, zerstört oder abgetrennt wird, Veränderungen, die mit solcher Sicherheit eintreten, dass man bekanntlich in methodischer Weise die Zerstörung bestimmter peripherischer Theile benutzt hat, um ihre centralen Beziehungen durch die Lage der infolge des Eingriffes secundär veränderten Ganglienzellen festzustellen.

(Es gehören hierher die Gudden'sche Methode der Zerstörung peripherischer Theile mit der Folge der Entwickelungshemmung und Agenesie im Centrum, die Nissl'sche Methode der „primären Reizung", die Untersuchung der Centralorgane nach Amputationen u. s. w.).

Auch das bei Durchschneidungen zellwärts von der Trennungsstelle bleibende Stück Nervenfaser verfällt der Degeneration, die aber in ihrer Intensität ebenso wie die retrograden Zellveränderungen von Bedingungen abhängen, über welche noch lebhafte Meinungsdifferenzen bestehen.

In einer zusammenfassenden Besprechung der secundären Degenerationen giebt Kohnstamm[1]) folgendes übersichtliche Schema der dabei bestehenden Möglichkeiten:

---

[1]) Schmidt's Jahrbücher. Bd. 261, S. 253. 1899.

A. Directe (intraneurale, Neuron-) Degeneration:

1. Waller'sche (cellulifugale) Degeneration,

2. retrograde (cellulipetale) Degeneration

(der Zelle und der Nervenfaser).

B. Indirecte (transneurale, Ketten-) Degeneration (des 2., 3. u. s. w. Neuron):

1. Aufsteigende Degeneration,

2. absteigende Degeneration.

Zu dieser indirecten secundären Degeneration gehören z. B. die Veränderungen an den Vorderhornzellen mit Muskelatrophie bei cerebraler Hemiplegie oder die Atrophie der Hinterstrangkerne nach Rindenzerstörung.

Ueber die Frage, in welcher Weise die Zerstörung des einen Neurones das nächste schädigend beeinflusst, besteht keine durchweg angenommene Theorie; jedenfalls sind die degenerativen Erscheinungen in dem zweiten, dritten u. s. w. Neuron dem Tempo ihrer Entwickelung und den histologischen Veränderungen nach total verschieden von den Vorgängen im primär betroffenen Neurone.

Auch in der Frage nach der Physiologie des Neurones, speciell nach dem Vorgange der nervösen Leitung in demselben war bisher keine Uebereinstimmung erzielt; allgemein anerkannt war vielleicht nur der Satz, dass für die Zellen mit einem langen Axon der Weg der nervösen Erregung in den Dendriten zur Zelle hin, im Axon von der Zelle weg verläuft; auch in Bezug auf die Art und Weise des Ueberganges des Reizes von einem Neuron auf das andere galt eigentlich als sicher nur eines, ein Negatives, dass für den Reiz keine directe protoplasmatische Brücke zwischen den betheiligten Neuronstellen vorhanden sei; man nahm an, dass der Erregungsvorgang von unbekannter Form, wie er in einem Neuron abläuft, in unbekannter, aber gesetzmässiger Weise in dem nächstliegenden durch Contactwirkung einen neuen Erregungsvorgang auslöse, der diesem Neuron specifisch sei, aber keineswegs dem Wesen nach mit dem auslösenden Vorgange identisch sein müsse. Den Ganglienzellen als solchen theilte man eine wesentliche Rolle zu, nicht nur in Bezug auf die Ernährungsverhältnisse des Neurones, sondern auch beim Ablauf der specifischen Erregungsvorgänge; auch für den einfachsten Reflexvorgang galt das

Passiren von einer oder mehreren Ganglienzellen als fast selbstverständliche Voraussetzung.

Für die Vorstellungen endlich über die Entwickelung des nervösen Einzelindividuums ist heute noch die von His aufgestellte Lehre die herrschende. In der Medullarplatte liegen zwischen den Epithelzellen die Anfangs beweglichen Keimzellen, die unter allmäliger Formänderung sich zu „Neuroblasten“ umgestalten, und einen lang auswachsenden Fortsatz entsenden, der die spätere Nervenfaser bildet. Als isolirte Gebilde also entstehen die einzelnen Elemente, und in jeder embryonalen Entwickelung besteht eine lange Periode, in der das Centralnervensystem nur aus einzelnen Zellen und langen, davon ausgehenden Fasern besteht, und in der der ganze verwickelte Faserfilz der grauen Substanz, der durch die Dentritenfasern hergestellt wird, fehlt. Dass trotzdem physiologische Mechanismen von zum Theil complicirter Art in voller Thätigkeit sind, ist nicht zu bezweifeln.

Wie nicht anders zu erwarten, wird auch diese kurz skizzirte Lehre von Anschauungen begleitet, die man nur als Auswüchse der Neuronentheorie bezeichnen kann; ich meine die phantastischen Vorstellungen von amöboiden Bewegungen der Protoplasmafortsätze, deren Spiel das materielle Substrat der Associationen u. s. w. darstellen soll; in höchst einfacher Weise entspricht das Tempo der amöboiden Bewegungen der Schnelligkeit des Ideenganges, ein abgerissener Protoplasmafaden wird zum abgerissenen Gedankenfaden u. s. w.

Anschauungen dieser Art, wie sie wohl zuerst von Rabl-Rückhardt[1]) entwickelt worden sind, wurden später u. A. von Soukhanoff[2]) zu einem ausgedehnten Systeme der normalen und pathologischen psychischen Vorgänge ausgebildet. Ein solcher Rückfall in die gröbste mechanistische Betrachtungsweise des geistigen Lebens bedarf keiner besonderen Kritik.

Wenn wir die wesentlichen Bedingungen zusammenfassen, an deren Erfüllung die Berechtigung der Neuronenlehre in der

[1]) Neurologisches Centralblatt. 1890. S. 200.

[2]) Archives de Neurologie. 1897, Mai- und Juli-Nummer.

vorgetragenen Form hängt, so ist es einmal die entwickelungsgeschichtliche und histologische Einheit des Neurones, d. h. dass es als solches Derivat einer einzigen Zelle ist und, Dank der freien Endigung seiner Fortsätze, auch bleibt, und zweitens die physiologische functionelle Einheit, d. h. dass dem einzelnen Neurone als solchem ein einheitlicher Erregungsvorgang specifisch sei, für dessen normalen Ablauf alle Theile des Neurones unentbehrlich sind.

Alle diese Punkte sind im Laufe der letzten Jahre auf Grund neuer Untersuchungen bestritten worden.

Von diesen verschiedenen Bedingungen, die, wie wir sehen werden, für den Fortbestand des Neuronbegriffes keineswegs unter sich gleichwerthig sind, hat merkwürdiger Weise gerade die unwesentlichste, die Frage der „freien Endigung“, in der Discussion immer die grösste Rolle gespielt, und lange, ehe die neuesten, später zu erwähnenden Angriffe auf die Neuronenlehre erfolgten, musste von autoritativer Seite vor der Ueberschätzung der Bedeutung dieses einen Punktes gewarnt und ausgesprochen werden, dass die Existenz der Neuronenlehre mit der Frage des „freien Contactes“ zwischen Neuron und Neuron keineswegs unlösbar verbunden sei.

Weigert[1]) schrieb darüber: „Für die physiologisch so wichtige Frage nach der Uebertragung der nervösen Erregungen von dem Gebiete der einen Zelle auf das einer anderen ist es zunächst ganz gleichgiltig, ob bei diesen Uebertragungen der Nervenstrom direct von einem Axencylinderbüschel auf die Verästelungen der Protoplasmafortsätze übergeht, oder ob er dabei einen kleinen Zwischenraum zu überspringen hat. Uebergehen muss er ja in jedem Falle von einem Gebiete auf das andere.

Auch die so interessante Lehre von der Selbständigkeit der Neurone hat mit der Frage der freien Endigungen gar nichts zu thun.

Das geht einfach daraus hervor, dass ja die Lehre von den Neuronen, wenn auch nicht unter diesem vortrefflichen Namen, schon lange, bevor noch an die Golgi'sche Methode gedacht wurde, in der pathologischen Anatomie heimisch war. Die ganze

---

1) Merkel-Bonnets Ergebnisse u. s. w. Bd. V. 1895. p. 3 ff.

Lehre von den typischen secundären Degenerationen beruht ja durchaus auf dem, was man jetzt Neuronenlehre nennt."

„Das System eines idioplastischen (trophischen) Centrums mit seinem Territorium ist nun aber genau identisch mit einem Neuron.

Ob dabei die Ausläufer zweier Neurone sich direct berühren, oder ob sie durch einen kleinen Zwischenraum von einander getrennt sind, das mag ja ein kleines anatomisches Interesse haben, ein biologisches hat es nicht."

„Das, was wir durch die Golgi'sche Methode zu der alten Lehre hinzugelernt haben, ist nicht etwa diese Lehre von der Selbständigkeit der Neurone, sondern die Erfahrung, dass es viel mehr dieser Neurone giebt, als man früher geahnt hatte. Durch diese Methode haben wir eben einen viel tieferen Einblick in die Structur der nervösen Centralorgane gethan, als je zuvor; wir haben Zellen und deren Verzweigungen kennen gelernt, von deren Existenz und deren Beschaffenheit man bis dahin keine Ahnung hatte. Ob aber diese neu entdeckten Zellterritorien sich mit ihren Ausläufern berühren oder nicht, das ist von ganz untergeordneter Wichtigkeit."

Wir werden später Gelegenheit haben, bei Formulirung unseres eigenen Standpunktes auf diese Weigert'schen Ausführungen zurückzukommen, die keineswegs die Neuronenlehre erschüttern, sondern im Gegentheil unabhängig machen wollen von den Schwankungen in der Auffassung mikroskopisch-anatomischer, nicht principiell wichtiger Verhältnisse.

Diese Klarheit der Auffassung hat nicht überall geherrscht; die ersten eigentlichen Angriffe gegen die Neuronenlehre stützten sich vielmehr gerade auf Untersuchungen, die das Verhältniss der Endverzweigung eines Neurons zu dem Kopftheil des nächsten, zur Ganglienzelle, zum Gegenstand hatten.

Ueber die Form der Endaufsplitterung der Fasern hatte man für die Zellen bestimmter Gegenden schon seit einiger Zeit die Vorstellung gewonnen, dass sie in Gestalt von Endnetzen oder Endkörben die Ganglienzellen umgeben (auch für die Spinalganglienzellen).

Diese Lehre von den pericellulären Endnetzen wurde von

Held[1]) dahin erweitert, dass beim erwachsenen Wirbelthier die netzförmigen Endverzweigungen das Protoplasma der Ganglienzelle nicht nur berühren, sondern mit demselben eine echte Verwachsung eingehen sollen — „pericelluläre Concrescenz".

Dass die nach dem Silberverfahren gewonnenen Bilder an den Berührungsstellen freie Endigungen zeigen, findet nach Held seine Erklärung wahrscheinlich darin, dass für die Golgi-Methode vorwiegend Embryonen und ganz junge Thiere verwendet werden, bei denen es noch nicht zur Verwachsung gekommen ist; es zeigen bei diesen Objecten auch die von Held angewandten Färbungen, die beim erwachsenen Thiere Concrescenz erkennen lassen, noch eine Grenze zwischen Zellprotoplasma und Faserendigung.

Held sieht einen Parallelismus zwischen Structur und Function darin, dass mit höherer Ausbildung der Function bei wachsenden Organismen auch die Verbindungsweise der Nervenzellen untereinander eine immer innigere werde.

Die netzförmigen Endverzweigungen umgeben sowohl die Nervenzellen, wie ihre Protoplasmafortsätze; letztere werden dadurch höchst wichtige Einrichtungen für die Function der Reiz-Aufnahme und -Verarbeitung seitens der Zellen. Die Uebergangszonen von Reizen, die von anderen Zellen kommen, stellen also, speciell bei den Zellen von multipolarer Gestalt, die Concrescenzstellen zwischen Axencylinder-Protoplasma und Zellprotoplasma dar; die Umleitungszone dieser Reize auf den ausführenden Apparat ist das dazwischen liegende Zellprotoplasma. Es kann nach dieser Anschauungsweise also ein Reiz von einem Axencylinderende auf ein anderes durch das dazwischen liegende Protoplasma übergehen, ohne dass dabei die Hauptmasse der Zelle überhaupt eine active Rolle zu spielen brauchte.

An die Existenz von Nervenfibrillen als reizleitenden Bestandtheiles des Nervensystems glaubt Held nicht. Er schliesst seine Veröffentlichung (1897) mit folgendem Satze: „von der wechselnden Beschaffenheit des Protoplasma in den verschiedenen Abschnitten des nervösen pericellulären Terminalnetzes, von der ver-

---

[1]) Beiträge zur Structur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze. Archiv f. Anatomie und Physiologie, anat. Abth. 1895, 1897 und Suppl.-Bd. 1897.

änderlichen Structur des Zellprotoplasma (Dendriten, Zellleib) und dem vitalen Zustand der Endfüsse endlich müssen die Gesetze abgeleitet werden, nach welchen sich die Erregungen zwischen den verschiedenen, fest untereinander verbundenen Nervenzellen fortleiten und umleiten."

Held lässt also den entwickelungsgeschichtlichen Begriff des Neurons unangetastet, leugnet aber die anatomische und physiologische Einheit, indem das Zusammenfliessen des Protoplasma der Endaufsplitterung einer Faser mit dem Protoplasma der davon umflochtenen Ganglienzelle weder eine räumliche Scheidung, noch eine functionelle Trennung zwischen den betheiligten Elementen ermögliche.

Die Held'sche Lehre ist nicht ohne Widerspruch geblieben, und zwar auch von solchen Autoren, die die Existenz von Nervenendnetzen, von Faserkörben um die Ganglienzellen, als gesicherten wissenschaftlichen Besitz betrachten.

L. Auerbach[1]) (dessen Methode allerdings von Nissl als zur Darstellung derartiger Structuren ganz ungenügend bezeichnet wird) beschreibt (seit 1896) ein die Ganglienzellen umspinnendes Maschenwerk, gebildet aus knötchentragenden Nervenfasern, ein echtes Netz, an welchem die Knötchen den Contact mit dem Zellprotoplasma vermitteln sollen. Nirgends sah er einen ununterbrochenen Uebergang zwischen dem Protoplasma der Axencylinderfortsätze und dem Zellprotoplasma; immer war eine haarscharfe Grenze „mit Sicherheit" nachweisbar. Die Contactlehre gilt ihm nicht für erschüttert.

Auch Semi Meyer[2]), der es zu grosser Vollkommenheit in der Anwendung der vitalen Methylenblaumethode gebracht hat, leugnet das Vorhandensein von Concrescenzen. Der Contact sei zwar inniger, als man bisher annahm, so sehr sogar, das das Bild einer echten Verschmelzung entstehen könne; aber zu einer wirklichen Vereinigung der beiden Substanzen kommt es nicht; beide

---

[1]) Zur Anatomie und Physiologie der Nervenfasern. 68. Versammlung deutscher Naturf. und Aerzte in Frankfurt a. M. 1896. Neurolog. Centralbl. 1898, S. 445 und Nachtrag dazu: ebenda, S. 734.

[2]) Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. 46, 1895. — Berichte der math.-phys. Klasse der Kgl. sächsischen Gesellsch. der Wissenschaften zu Leipzig. 25. X. 1897.

betheiligten Elemente bleiben in ihrem Chemismus unabhängig von einander; es wäre sonst bei Anwendung der Methylenblaumethode eine so reinliche Scheidung des hier und des dorthin Gehörenden nicht möglich.

Neuerdings[1]) veröffentlicht S. Meyer neue Untersuchungen mit Methylenblau, aus denen er folgert, dass das pericelluläre Gitter eine fast allgemeine Einrichtung im Centralnervensystem darstellt, und zwar in Gestalt eines nur die Oberfläche berührenden echten Netzwerkes.

Neu ist weiter die Angabe, dass sich vielfach an denselben Zellen zweierlei Arten von Neuritenendigungen finden, nämlich gröbere kelchartige Endigungen und feinere Umspinnungen.

Als Facit seiner Ergebnisse spricht S. Meyer aus: „Bei aller Innigkeit der Verbindung der Elemente liegt aber nach meinen Befunden kein Grund vor, die Contacttheorie fallen zu lassen.“ — Ein solches Netzwerk um die Ganglienzellen herum ist auch von Golgi und Ramon y Cajal schon gesehen worden, ohne dass sie dasselbe für functionell so bedeutungsvoll gehalten hätten. Die Golgi'sche Annahme, dass der Zweck des Gitters („rivestimento reticolare“) der der Isolirung sei, und dass es aus Neurokeratin bestände, wird sich nicht allzuviel Freunde erwerben; die andere Anschauung, dass das Netz die Endaufsplitterung eines Neuriten sei, und bei der innigen Umflechtung der Dendriten der Reizübertragung auf die Zelle diene, erscheint zunächst als die wahrscheinlichere. —

Während für das allgemeine Verhalten zwischen Zelle und fremden Axon-Endigungen Meinung gegen Meinung steht, scheint es, als ob das Vorkommen von echten Verbindungen zwischen benachbarten Ganglienzellen („Zellbrücken“) für bestimmte Oertlichkeiten (Retina z. B.) und bestimmte Thierklassen nicht mehr bezweifelt werden könnte.

Dogiel[2]) speciell gab für die Netzhaut, die er wegen der Möglichkeit, ohne Schnitt flächenhafte Praeparate zu untersuchen, als besonders günstiges Object empfiehlt, an: „Die Protoplasma-

---

[1]) Ueber centrale Neuritenendigungen. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. 54, S. 296. 10. Juli 1899.

[2]) Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. 41, S. 62. 1893.

fortsätze aller Nervenzellen der Netzhaut vermengen sich untereinander und bilden Nervennetze, wobei nur die Zellen, welche zu einer Gruppe oder einem Typus gehören, vermittelst der genannten Netze in eine Zellkolonie verbunden werden." Seine weitere ebenda aufgestellte These, dass die Nervenelemente „nicht als vollständig isolirte, mit einander unverbundene Individuen (Neurone nach Waldeyer) betrachtet werden dürfen," hat auf die allgemeinen Anschauungen damals keinen Einfluss gehabt. —

Die bestbegründeten Angriffe gegen die Neuronen-Lehre gehen aus von den neuen Untersuchungen über die innere Structur von Nervenzellen und Nervenfasern, die zu dem Ergebnisse kommen, dass als der functionell wichtigste Bestandtheil in beiden, als das elementarste und wesentlichste Gebilde im Nervensysteme überhaupt zu gelten habe die Fibrille, die fibrilläre Substanz.

Wiederum waren es Fortschritte in der Methode, in der Färbetechnik, welche die Umwandlung der Anschauungen herbeiführten.

Nachdem lange Zeit hindurch das Silberimprägnirungsverfahren, dank seinen färbetechnischen Erfolgen, das Studium der äusseren Zellformen und der Vertheilung derselben in den verschiedenen Abschnitten des Nervensystems in den Vordergrund des Interesses gestellt hatte, hat eine immer feinere Ausbildung neuer und andersartiger Methoden die Möglichkeit gegeben, über die innere Structur des Zellleibes und seiner verschiedenartigen Fortsätze vertiefte Einsicht zu gewinnen. Als diesen Zwecken hauptsächlich dienende Methoden sind zu nennen das Nissl'sche Verfahren, die Ehrlich'sche vitale Methylenblaufärbung, die verschiedenen Methoden der Vergoldung, die nicht wegen ihrer Verbreitung und vielfachen Anwendung, wie die erstgenannten, sondern wegen der von einer Hand, nämlich von Apathy, damit erzielten Ergebnisse besondere Erwähnung verdienen, endlich die neue Bethe'sche Methode der Fibrillenfärbung, der ein ausserordentlich grosses Anwendungsgebiet für die Zukunft offen steht. —

Die alten Angaben von Remak[1]) (1838), Frommann[2]) (1864),

---

[1]) Observationes anatomicae et mikroskop. de system. nerv. structura; Berlin 1838.

[2]) Untersuchungen über die norm. und pathologische Anatomie des Rückenmarkes.

J. Arnold[1]) (1867), Max Schultze[2]) (1871), H. Schultze[3]) (1879) u. A. über den fibrillären Bau der Ganglienzellen waren längere Zeit, wenn sie auch in der Litteratur immer weiter citirt wurden, ohne wesentlichen Einfluss auf die allgemeinen Vorstellungen von der Anatomie der Nervenzellen gewesen.

Seit dem Auftreten Nissl's und der Verallgemeinerung seiner Methode lag das Hauptinteresse bei den mit seinem Verfahren darstellbaren, mit basischen Anilinfarbstoffen sich tingirenden Zellbestandtheilen. Eine ausgedehnte Litteratur, in der Nissl's eigene Arbeiten den ersten Platz einnehmen, existirt über die Frage des Verhaltens der chromatischen Substanzen in der Ganglienzelle, je nach ihrem Wohnsitz in diesem oder jenem Abschnitt des Nervensystems, in ruhenden, thätigen, ermüdeten, absterbenden Zellen, nach experimenteller Reizung, Vergiftung, Ueberhitzung u. s. w. — Dinge, die uns hier direct nicht berühren (vgl. Goldscheider und Flatau: normale und pathologische Anatomie der Nervenzellen auf Grund der neueren Forschungen, 1898).

Nissl selbst war der Ansicht, dass die chromatischen Bestandtheile nicht das functionell Wesentliche an den Zellen sei und hat, aus allgemeinen Gründen, den leitenden Charakter der ungefärbt bleibenden Zelltheile behauptet, ehe der bindende Nachweis des fibrillären Baues derselben geführt war.

Dieser Nachweis des fibrillären Baues ist inzwischen erbracht worden.

Die Arbeiten, die diesen Gegenstand behandeln, sind meist identisch mit solchen, die auch die feinere Structur der Nervenfasern, speciell des Axencylinders zum Gegenstande haben, und es wird zweckmässig sein, den Stand auch dieser Frage, wie er bis vor Kurzem gültig war, kurz zu erwähnen.

Auch für die Axencylinder haben Max Schultze, Remak u. A. mit aller Bestimmtheit die Zusammensetzung aus feinsten, an der Grenze der mikroskopischen Sichtbarkeit liegenden Fibrillen behauptet — eine Anschauung, die nach manchen Schwankungen

---

[1]) Ein Beitrag zur feineren Structur der Ganglienzellen. Virchow's Archiv. Bd. 41.

[2]) Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Bd. I, S. 108 ff.

[3]) Die fibrilläre Structur der Nervenelemente bei Wirbellosen. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XVI, S. 57.

schon seit einiger Zeit im Princip von der Mehrzahl der Forscher angenommen worden ist.

Von Einzelnen (Held, Bütschli u. s. w.) wird der fibrilläre Bau nicht anerkannt; die Fibrillen gelten ihnen nicht als selbstständige Faserindividuen, sondern sollen nur die optisch besonders hervortretenden Längslinien eines wabenförmigen oder netzförmigen längsmaschigen Gerüstwerkes darstellen, oder es soll überhaupt der Anschein einer Structur im Inneren des Axencylinders nur die Folge einer Einwirkung von Reagentien sein.

Es ist anzunehmen, dass auch diese Anschauungen schliesslich vor der Fibrillenlehre werden capituliren müssen.

Eingehende Mittheilungen über die Fibrillenverhältnisse auf Grund der neueren Färbungsmethoden machte schon 1893 Dogiel (l. c.), Mittheilungen, die aber wohl, weil sie nur auf Befunde an der Retina sich stützten, einer Verallgemeinerung nicht für fähig gehalten wurden. Seine Angaben decken sich vielfach mit den später zu erwähnenden von Apathy und Bethe. Dogiel sagt: „Die Fibrillen aller Protoplasmafortsätze . . . . . durchkreuzen sich und durchflechten sich untereinander in dem Körper jeder einzelnen Zelle auf solche Art und Weise, dass ein Theil derselben aus einem Protoplasmafortsatze in andere übergeht, ein anderer Theil aber richtet sich von jedem einzelnen Fortsatze einer grösseren Zelle nach dem Axencylinderfortsatz und betheiligt sich an der Bildung des letzteren“.

„Die Frage nach dem Verlaufe irgend welcher einzelnen Fibrille kann vor der Hand in bestimmtem Sinne nicht entschieden werden; aller Wahrscheinlichkeit nach ist ihr Weg sehr lang und verwickelt, und es hat jede Fibrille wohl viel Zellen zu durchsetzen und mehrmals ihre Richtung zu ändern, ehe sie schliesslich in den Axencylinderfortsatz dieser oder jener Nervenzelle einmündet. Man muss also in Rücksicht auf die Structur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze nothwendig zugeben, dass überall, wo die Zellenprotoplasmafortsätze in Vereinigung mit einander ein Nervennetz bilden, ein gegenseitiger Austausch zwischen den Fibrillen vorkommt, aus welchen der Körper und die Fortsätze andrer näher oder, aller Wahrscheinlichkeit nach, auch entfernter gelegener Zellen gebildet werden.“

Mit der Annahme, dass eine Fibrille nacheinander Bestand-

theil mehrerer Ganglienzellen sein kann, fällt natürlich für Dogiel die histologische Einheit des Neurones.

Unter denjenigen Autoren, die für die Existenz isolirter, weithin verlaufender Fibrillen an allen möglichen Stellen des Nervensystems und bei den verschiedensten Thierspecies die besten, technisch vollkommensten und überzeugendsten Beweise beigebracht haben, ist zuerst Apathy zu nennen, und nach ihm Bethe.

Ueber Apathy's Veröffentlichungen [1]) hat ein eigener Unstern gewaltet; während seine ersten, mit Zeichnungen belegten Mittheilungen über den fibrillären Bau von peripherischen Nerven und Ganglienzellen 14 bis 15 Jahre zurückreichen, ist die allgemeine Aufmerksamkeit auf seine Arbeiten erst ganz neuerdings durch Bethe hingelenkt worden.

Aus einzelnen neueren Besprechungen der Fibrillenlehre muss man den Glauben gewinnen, dass Apathy und Bethe zeitlich und sachlich coordinirt seien, oder dass Letzterer der eigentliche Begründer der Fibrillenlehre sei; diese Vorstellung ist, worüber Bethe selbst gar keinen Zweifel lässt, nicht richtig.

Bethe hat erst vor wenigen Jahren in Neapel Präparate von Apathy kennen gelernt, und ist dann zu einem Anhänger der Apathy'schen Lehre geworden, die er auf Grund eigener Untersuchungen mit eigenen Methoden weitergeführt und theils modificirt, theils erweitert hat. Bethe hat vor Allem den Antheil daran, die neugewonnenen Vorstellungen über Bau und Function der nervösen Bestandtheile des Thierkörpers mit allgemeinen neurologischen Anschauungen in Verbindung gebracht und die Consequenzen

[1]) Studien über die Histologie der Najaden. Mathem. naturw. Abth. d. ung. Academie d. Wissensch. 1884. — Nach welchen Richtungen hin soll die Nervenlehre reformirt werden? Biol. Centralbl. 1889. — Ueber die Schaumstructur hauptsächlich bei Muskeln- und Nervenfasern. Biol. Centralbl. 1891. — Contractile und leitende Primitivfibrillen. Mittheil. aus der zool. Station zu Neapel. 10. Bd., 3. Heft, 1892. — Ueber das leitende Element des Nervensystems und seine Lagebeziehungen zu den Zellen bei Wirbelthieren und Wirbellosen. Compte rendu des séances du III. Congrès intern. de Zoologie. Leyden 1895 und: Mittheil. aus der zool. Stat. in Neapel, 12. Bd., 1897. — Bemerkungen zu Garbowski: Darstellung meiner Lehre von den leitenden Nervenelementen. Biolog. Centralbl. Bd. XVIII, 1. Oct. 1898. — Ueber Neurofibrillen. Extracted from the Proc. of the intern. Congress of the zoology. Cambrigde 1898.

gezogen haben, über deren Berechtigung man allerdings noch verschiedener Meinung sein kann.

Verschiedenes hat zusammengewirkt, um Apathy so lange Zeit in der von ihm nicht ohne Bitterkeit empfundenen Position des Todtgeschwiegenen zu halten; einmal die für den Neurologen ziemlich entlegenen Orte seiner Veröffentlichungen, dann die Thatsache, dass seine Arbeiten zuerst nur Wirbellose betrafen, endlich der vollkommene und anscheinend unversöhnliche Widerspruch, in dem seine Anschauungen zu den herrschenden Vorstellungen zur Zeit des Erscheinens seiner früheren Mittheilungen standen. (Zum Theil ist dieser Wiederspruch noch heute vorhanden, z. B. in der Apathy'schen Gegenüberstellung von Ganglienzellen und „Nervenzellen", aus welch' letzteren sich, entwicklungsgeschichtlich, durch Aneinanderreihen die Nervenfasern bilden sollen, oder in seinen eigenthümlichen Angaben über die „Gliascheiden" der Nervenfasern.)

Es ist hier nicht der Ort, im Einzelnen der Entwickelung der Apathy'schen Anschauungen nachzugehen; er selbst hat 1898 auf dem internationalen Zoologen-Congress in Cambridge eine apologetisch gehaltene Zusammenfassung seiner Resultate gegeben, an die, als die neueste Meinungsäusserung von ihm, wir uns hier in erster Linie halten wollen.

Die Quintessenz seiner Ergebnisse sieht er in der Erkenntniss, dass die Neurofibrillen histologische und für das Nervensystem specifische Individuen darstellen, die also bestimmt wären, als Einheit an Stelle der bisher dafür gehaltenen Neurone zu treten.

Diese „Neurofibrillen" (früher: leitende Primitivfibrillen) zerfallen wieder in „Elementarfibrillen", als letzte, noch nicht überall mikroskopisch nachweisbare Componenten jener Primitivfibrillen. Apathy glaubt, diese zunächst an Wirbellosen gewonnenen Anschauungen nach den bisher an einzelnen Wirbelthieren constatirten Uebereinstimmungen verallgemeinern zu dürfen. Er sagt: „Der wesentlichste specifische Bestandtheil der Nerven und das Nervöse überhaupt sind die Neurofibrillen. Diese verlaufen als sowohl optisch wie auch mechanisch isolirbare Einheiten in der betreffenden Nervenbahn überall ununterbrochen bis zum peripherischen Ende der Bahn, insofern diese nicht auch peripherisch

geschlossen ist. Im entwickelten Organismus ist nämlich im Centrum nirgends ein Anfang der Neurofibrillen zu constatiren. Sie gehen entweder unmittelbar, nachdem sie sich unter wiederholter Verzweigung in dünnste Fibrillen meist wohl in ihre Elementarfibrillen gespalten haben, in das von mir sogenannte Elementargitter über, oder sie passiren erst eine Ganglienzelle (gelegentlich mehrere); und die Maschen des Elementargitters werden nicht durch Kreuzung, sondern durch eine Verschmelzung an den Knotenpunkten, durch ein Uebergehen der Fibrillen in einander gebildet. In dieser Hinsicht ist das System der leitenden Bahnen mit dem Blutgefässsystem zu vergleichen. Ebenso wie die Arterien und Venen im entwickelten Organismus in der Regel nirgends endigen, sondern durch Vermittlung des Capillarnetzes in einander übergehen, gehen die in verschiedener Richtung leitenden Bahnen durch das Elementargitter ohne Unterbrechung in einander über, und zwar nicht nur im Centrum, sondern wahrscheinlich auch auf der Peripherie, da eine Endigung der Neurofibrillen auch in den innervirten Zellen (in Muskelzellen, Drüsenzellen, Sinneszellen etc.) nicht statt zu finden scheint."

Die Axencylinder bestehen aus einer Anzahl von gesondert und ununterbrochen verlaufenden Neurofibrillen, welche in eine weiche Interfibrillärsubstanz eingebettet sind.

Die Neurofibrillen zeigen verschiedene Dicke, je nachdem mehr oder weniger Elementarfibrillen in ihnen vereinigt sind. Bei den Wirbelthieren ist diese Verschiedenheit nicht sehr gross, da die dicksten Neurofibrillen lange nicht die bei Wirbellosen beobachtete Stärke erreichen.

Motorische und sensorische Fasern sind zu unterscheiden. Die Neurofibrillen der motorischen Nervenfasern bestehen aus einer starken Fibrille, die sich im Muskel verzweigt und im Centralorgan direct in eine Zelle zu verfolgen ist; die sensorischen enthalten immer sehr viel dünnere Fibrillen, die von den receptorischen (Sinnes-) Zellen kommend, sich zu Bündeln sammeln.

Im Centralnervensystem gehen diese sensorischen Schläuche in das genannte diffuse Elementargitter über, aus dem sich dann wieder stärkere Fibrillen sammeln, die in Zellen eintreten.

„Neurofibrillen dringen in das Somatoplasma der Ganglienzellen ein, und ebenso viele Elementarfibrillen, wie in den ein-

tretenden Neurofibrillen enthalten sind, verlassen wieder, meist anders gruppirt, die Ganglienzellen in den Neurofibrillen, die aus ihr heraustreten, nachdem sie sich (bei den Wirbelthieren bloss ein Theil von ihnen) im Zellkörper zu einem leitenden Geflechte oder Gitter ausgebreitet haben, in welchem ihre Umgruppirung erfolgt. Eine Endigung oder ein Anfang, etwa eine Auflösung der Neurofibrillen im Somatoplasma, findet in der Ganglienzelle nicht statt; irgend welche Verbindung der Neurofibrillen mit dem Zellkern ist auch nicht vorhanden. Diese bei vielen Formen von Ganglienzellen nachgewiesene Thatsache könnte man als allgemeines Gesetz auch so formuliren: der ununterbrochene Verlauf der zu mehr oder weniger starken Neurofibrillen vereinigten leitenden Elementarfibrillen geht in der Regel durch eine oder mehrere Ganglienzellen, in denen sie zeitweilig auseinander weichen, und in deren Somatoplasma sie (bei den Wirbelthieren bloss ein Theil von ihnen) ein leitendes Geflecht oder Gitter bilden."

„Bei den Wirbelthieren durchweben die Neurofibrillen, ebenso wie bei Lumbricus, den ganzen Zellkörper. Während aber bei Lumbricus in der Regel sämmtliche Neurofibrillen, die durch die Ganglienzelle ziehen, an der Bildung des Neurofibrillengitters theilnehmen, gehen bei den Wirbelthieren viele Neurofibrillen, und zwar die stärksten, also auch auffälligsten, sogar zum Theil ohne Verästelung von einem Fortsatz in den anderen durch."

Bei Hirudineen besteht in bestimmten Ganglienzellen ein doppeltes Gitter im Innern der Zelle, ein mehr peripherisch und ein dem Kerne näher gelegenes; beide stehen miteinander in Verbindung; aus dem inneren, aus stärkeren Fibrillen zusammengesetzten entwickelt sich eine starke Primitivfibrille, die eventuell in eine motorische Faser zu verfolgen ist. Apathy hält diese Ganglienzellen mit doppeltem Innengitter für motorisch und nimmt an, dass die dünnen, das äussere Netz bildenden Fibrillen aus dem diffusen Elementargitter stammen und cellulipetal leiten, während die genannte starke Fibrille, die aus dem Innengitter sich sammelt, cellulifugal leitet.

Aus den Untersuchungen über die Beziehungen der Neurofibrillen zu Sinneszellen, Drüsenzellen u. s. w. in Verbindung mit denen über die centralen nervösen Beziehungen leitet Apathy folgenden allgemeinen Satz ab: „In was für physiologische

Beziehungen auch Neurofibrillen mit was für Zellen immer treten, so geschieht dies demnach bei Hirudineen und bei Lumbricus, und soweit ich nach meinen bisherigen Erfahrungen urtheilen kann, wahrscheinlich bei allen Thieren in der Weise, dass die Neurofibrille erstens in die Zelle eindringt und zweitens sich dort verästelt. Die Fibrillenäste endigen aber nie in der Zelle, auch treten sie mit dem Kern in keinerlei unmittelbare Verbindung, wohl umgeben sie ihn jedoch in gewissen Typen der Neurofibrillenanordnung mit einem mehr oder weniger engen Gitter. Extracellulär gehen die Neurofibrillenäste schliesslich ebenfalls in ein Gitter, Elementargitter, über, so dass auch extracellulär keine Nervenendigung nachweisbar ist."

Apathy stellt in derselben Arbeit noch einmal alle Gründe zusammen, die für die leitende Natur der Neurofibrillen sprechen.

Vom Standpunkt unserer speciellen Fragestellung aus ist also das Wesentliche an Apathy's Lehre: Die nervöse Substanz besitzt in der ganzen Ausdehnung des Nervensystems volle Continuität. Das leitende Element ist, als letzter Bestandtheil, die Elementarfibrille, die stellenweise zu Neurofibrillen zusammentritt, die langen Bahnen bildet, die Ganglienzellen unter Bildung eines oder mehrerer Innengitter durchsetzt, in ihnen Umlagerungen erfährt, und ausserhalb der Ganglienzellen in der grauen Substanz nicht einen Filz, sondern ein diffuses Elementargitter mit geschlossenen Maschen bildet. Eine eigentliche Endigung von Fibrillen findet nirgends statt, auch nicht in den peripherischen Endorganen.

(Das von Flemming beschriebene netzige Fibrillenwerk hält Apathy für nicht identisch mit seinem Neurofibrillengitter, wohl aber für mitbedingt durch das an sich unsichtbare Neurofibrillengitter. Das von Golgi[1]) neuerdings abgebildete intracelluläre Netzwerk in den Spinalganglienzellen von Katzen, Kaninchen u. s. w. hält Holmgren[2]) für bedingt durch Niederschläge in einem Saftcanalsystem im Innern der Zellen; die Abbildungen Golgi's lassen diese Annahme als sehr wohl möglich erscheinen, jedenfalls sieht

---

[1]) Boll. della societa med. chirurg. di Pavia, April und Juli 1898 und: Archives ital. de Biologie, 30. Juni 1899.

[2]) Anatom. Anzeiger. 5. Juli 1899.

das Gitter von Golgi total anders aus, als die Gitter in Apathy's Präparaten.)

Was das Thatsächliche an diesen Angaben von Apathy anbetrifft, so ist allerdings der Anblick seiner prachtvollen Originalpräparate, die mir Bethe freundlicher Weise demonstrirt hat, ohne Weiteres und, wie ich glauben möchte, für Jedermann überzeugend; in alle seine theoretischen Folgerungen mit einzugehen wird dagegen weniger leicht. —

Bethe[1]) hat dann mit einer besonderen Methode, welche die chemischen Farbstoffaffinitäten der Ganglienzellen umkehrt und die im Nissl-Bilde ungefärbten Substanzen für basische Anilinfarbstoffe empfänglich macht, den Nachweis der Fibrillen auf Ganglienzellen und peripherische Nerven verschiedener Wirbelthiere, auch des Menschen, ausgedehnt.

Es finden sich Fibrillen als langhin verlaufende, glatt contourirte isolirte Fäserchen ohne Querverbindungen überall. Nach Durchschneidungen fallen dieselben einer bei verschiedenen Thierklassen verschieden rasch eintretenden Degeneration anheim.

Während sich Bethe in seinen ersten Veröffentlichungen über den leitenden Charakter der Fibrillen noch mit einer gewissen Reserve aussprach, hat er neuerdings[2]) in Gemeinschaft mit Mönckeberg Untersuchungen angestellt, aus denen mit Sicherheit folgt: „dass die Perifibrillärsubstanz an den Ranvier'schen Einschnürungen eine Unterbrechung erfährt, dass sie ebenso wie Markscheide und Schwann'sche Scheide nicht von einem Segment auf das andere übergeht, dass einzig und allein die Primitivfibrillen die Continuität vom Centrum zur Peripherie befallen. Dieser Be-

---

[1]) Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 50, S. 460—546 und 589—639, Bd. 51, S. 382—452. Anatom. Anzeiger, XII, 1896. Morphol. Arbeiten (Schwalbe), Bd. VIII, 1898, S. 95—116. Zusammenfassung seiner Ansichten in: Die anatomischen Elemente des Nervensystems und ihre physiologische Bedeutung. Biol. Centralbl. 1898, S. 843. Zwei Vorträge in Baden-Baden. Archiv f. Psych., Bd. 29, Heft 3, und 31, Heft 3.

[2]) Die Degeneration der markhaltigen Nervenfasern der Wirbelthiere unter hauptsächlicher Berücksichtigung des Verhaltens der Primitivfibrillen (zugleich ein Beitrag zur Kenntniss der normalen Nervenfasern.) Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. 54, S. 135.

fund scheint nun ein stringenter Beweis dafür zu sein, . . . dass die Primitivfibrillen das leitende Element im Nervensystem sind.“

„Die Fibrillen sind von Segment zu Segment in ihrer gegenseitigen Lage fixirt, wie die Drähte einer langen Telegraphenleitung.“

In den Ganglienzellen ist der Nachweis der Fibrillen nicht gleichmässig leicht, um so schwerer, je kleiner die Zelle. In Zellen, die einen im Nissl-Bilde einfachen Bau zeigen, lassen sich die Fibrillen von einem Fortsatze in den anderen verfolgen: in allen Zellarten findet man glattdurchgehende Fibrillen; ausserdem in den motorischen noch andere schwer zu verfolgende, deren Schicksal unbekannt bleibt, die aber nach Bethe bei den Wirbelthieren im Innern der Zelle keine Netze bilden.

(Hier ist einer der Differenzpunkte zwischen Apathy und Bethe; Apathy hält, wie ich einer persönlichen Mittheilung entnehme, an der Existenz der Zell-Innengitter bei Wirbelthieren fest. „Seitdem habe ich mich wiederholt von der Richtigkeit meiner Schilderung überzeugt und an neueren Präparaten noch deutlicher gesehen, dass ein grosser Theil der in die Wirbelthierganglienzelle eintretenden Neurofibrillen in ein Neurofibrillengitter übergeht; andere gehen allerdings ohne nachweisbare Verbindungen mit dem Gitter durch.“ Andererseits kann er nicht verschweigen, „dass es mir nicht gelungen ist, Bethe im Januar und Februar dieses Jahres durch meine ihm gezeigten Präparate ganz zu überzeugen, dass das Neurofibrillengitter in der Wirbelthierganglienzelle neben den durchgehenden Fibrillen beinahe stets eine grosse Rolle spielt. Ich hoffe jedoch, auch hierfür bald so absolut beweisende Präparate vorzeigen zu können, wie diejenigen, durch welche ich die von mir beschriebenen Verhältnisse bei Hirudineen und Lumbricus begründet habe“.)

Der Uebergang der Fibrillen von Fortsatz zu Fortsatz spricht nach Bethe gegen die Annahme der ausschliesslich cellulipetalen Leitung in den Dendriten, und somit gegen einen principiellen Unterschied zwischen Dendriten und Axencylinderfortsatz.

Es gehen auch Fibrillen von einem Seitenast der Protoplasmafortsätze zu einem anderen, ohne überhaupt den Zellleib zu berühren; überhaupt giebt es ausser den Fibrillen, welche von Seitenfortsätzen aus oder vom Axencylinderfortsatz aus in die

peripherische Nervenfaser übergehen, noch eine Menge anderer in dem Neuron, welche beinahe auf allen möglichen Wegen die einzelnen Seitenzweige untereinander und zum Theil auch mit den zugehörigen Ganglienzellen verbinden.

Mit dem Zellkern treten die Fibrillen, wie auch Dogiel angab, in keinerlei Verbindung; ihre Beziehungen sind wohl nur nutritiver Art; dagegen glaubt Bethe an einen causalen und functionellen Zusammenhang zwischen chromatischer Substanz und Fibrillen.

Die Anordnung der sich nicht theilenden und nicht mit einander verschmelzenden Fibrillen im Inneren der Zellen führt Bethe dazu, die von Max Schultze (1871) ausgesprochenen Vorstellungen von dem Wesen der Ganglienzellen als Umlagerungsstätten der Fibrillen sich ganz zu eigen zu machen.

Die bei Wirbellosen demonstrirbaren Zellinnengitter leugnet Bethe, wie erwähnt, einstweilen noch für die Wirbelthiere. Die Existenz eines zwischen die verfolgbaren Nervenfaserenden eingeschobenen Elementargitters scheint ihm auch für Wirbelthiere sicher, wenngleich der anatomische Nachweis noch aussteht; dagegen hält er dasselbe nicht für „diffus", wie Apathy, sondern, so weit ich ihn verstehe, für eingeschaltet zwischen bestimmte Fasercomplexe der gleichen Gegend. — Freie Faserenden existiren nicht; nirgends sieht man das Ende einer Fibrille, ausser da, wo das Präparat aufhört.

Nach alledem gilt ihm der histologische Begriff des Neurones nicht mehr als haltbar; wenn er den Namen beibehält, so soll das nur eine Bezeichnung sein für das, was mit einer Ganglienzelle in leicht sichtbarem Zusammenhange steht.

In physiologischer Beziehung führt ihn die Verallgemeinerung eines Experimentes an Carcinus maenas (Strandkrabbe) dazu, die Ganglienzellen als unwesentlich für den Ablauf der nervösen Vorgänge anzusehen.

Die Einzelheiten des Versuches sind für den Nichtzoologen ohne genauere Kenntniss des anatomischen Baues der Krebse nicht ohne Weiteres verständlich. Das Wesentliche daran ist, dass es Bethe gelang, das Neuropil einer Antenne im Zusammenhang mit dem betreffenden Nerven vollkommen zu isoliren und aller Ganglienzellen zu berauben. Während nach Durchschneidung des Antennen-Nerven vollkommene Lähmung der Antenne eintritt,

bleiben bei obigem Verfahren die Bewegungen der Antenne, der Tonus, die Reflexerregbarkeit tagelang erhalten; ja sogar Erscheinungen, wie die Summation der Reize, bleiben demonstrirbar.

Bethe folgert daraus, dass in obigem Experiment die Ganglienzellen für das Zustandekommen der Reflexe nicht nothwendig sind, und dass dieselben trotzdem zu Stande kommen darum, weil eine genügende Anzahl von Fibrillen mit Umgehung der Zellen in das Gebiet der betreffenden Antenne hingelangt.

Die beschriebenen Erscheinungen am Krebs nach der Operation sind nun nicht dauernd; nach wenigen Tagen macht sich der mangelnde nutritorische Einfluss der Ganglienzelle auf die Fibrillen in dem nachträglichen Erscheinen der Lähmung kenntlich.

Wir kommen später auf die Frage der Tragweite dieses Experimentes zurück.

Die Bethe'sche Auffassung vom Bau des Nervensystems geht also etwa dahin, dass dasselbe aus langen leitenden, aus Fibrillen zusammengesetzten Bahnen und aus Anhäufungen von fibrillärer Substanz in Gestalt des Elementargitters besteht. In das Elementargitter gehen Fibrillen ein, ohne Continuitätsunterbrechung, und aus demselben entspringen ebenso neue Fibrillen. Die in den Anhäufungen der fibrillären Substanz, also z. B. im Vorderhorn, im Rindengrau u. s. w. gelegenen Ganglienzellen haben mit der specifischen Function dieser Oertlichkeiten nichts zu thun; ihre Anwesenheit ist nur insofern nothwendig, als sie der Ernährung des Elementargitters vorstehen, das in bestimmter Weise ihnen räumlich zugetheilt ist; den trophischen Einfluss erfahren die Fibrillen bei ihrem Passiren der Ganglienzellen. Der Begriff des „Centrum" will bei dieser Auffassung nur besagen, dass diese oder jene Stelle mit dieser Function mehr, mit jener weniger zu thun hat, dass sie vielleicht der einzige Punkt ist, an dem ein gangbarer Weg vorhanden ist von dieser auf jene Bahn.

Die Entbehrlichkeit der Ganglienzellen ist für diese Anschauungsweise abhängig von dem grösseren oder geringeren Grade, in welchem sie Sammelpunkt der functionell wesentlichen Substanz, der Fibrillen, sind.

Nach Fortnahme der Ganglienzellen muss also die an ihre Oertlichkeit gebundene Function erlöschen bei allen den Thieren, bei denen die Zellbildung allein oder vorzugsweise in den Ganglien-

zellen stattfindet (Würmer), sie muss auch da erlöschen, wo die Zellen Durchgangspunkt für die Fibrillen sind, und wo die periphe- rische motorische Faser von der Zelle entspringt (Wirbelthiere), sie muss aber bestehen bleiben, wo beides nicht oder nur in be- scheidenem Maasse der Fall ist (Arthropoden).

Bethe entwickelt auch ein System von Anschauungen über das psychische Geschehen auf Grund der neueren Befunde, nach denen alles geistige Leben als „ein Spiel der Reize der Aussen- welt im Fibrillengitter des Gehirnes“ aufzufassen wäre — Dinge, auf welche näher einzugehen, hier kein Anlass gegeben ist.

Von Apathy unterscheidet sich Bethe hauptsächlich darin, dass er das Zellinnengitter bei Wirbelthieren nicht anerkennt, dass er das Elementargitter der grauen Substanz nicht für „diffus“ ansieht, und dass er endlich die Ganglienzellen als unwesentlich bei dem Ablaufe der nervösen Erregungsvorgänge betrachtet.

Ueber die Bedeutung der pericellulären Faserkörbe, die an seinen Präparaten mit der allergrössten Schärfe hervortreten, hat Bethe keine ganz bestimmten Anschauungen; die Annahme, dass es Axencylinderaufsplitterungen seien, erscheint ihm so lange unbewiesen, als nicht auf experimentellem Wege gezeigt wird, dass nach Durchschneidung des Axencylinders die Faserkörbe secundärer Degeneration verfallen. — Ein solcher Nachweis ist bisher noch gar nicht versucht worden.

Die Zahl der Autoren, die in neuerer Zeit, sei es in Ganglienzellen, sei es in Nervenfasern, den fibrillären Bau be- schrieben haben, ist mit den Genannten nicht erschöpft; indessen sind Apathy und Bethe die ersten, denen es gelungen ist, wie Flemming[1]) es ausspricht, Präparate herzustellen: „gegenüber welchen alle neueren Zweifel an einer Fibrillenstructur dieser Zellen (Bütschli, Held) werden verstummen müssen“; es fällt schwer ins Gewicht, wenn Flemming, der selber Jahrzehnte der mikroskopischen Untersuchung der Nervenzellen u. s. w. gewidmet hat, zugiebt: „dass es uns Anderen nicht gelungen ist, sie (— die Fibrillen —) auch nur annähernd in der gleichen Klarheit und Schärfe durch Färbung darzustellen, wie Bethe das erzielt hat.“

---

[1]) Morphologie der Zelle, in Merkel-Bonnet's Ergebnissen der Ana- tomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. VII, 1897, S. 445.

Bethe[1]) selbst stellt als Postulat für den Nachweis von Fibrillen in mikroskopischen Präparaten auf, dass sie so dargestellt werden, „dass sie als wirkliche Individuen zu Gesichte kommen, dass sie von allen Gewebsbestandtheilen so differenzirt sind, dass sie nicht mit anderen Dingen verwechselt werden können, und dass sie so weit verfolgt werden können, als die Grenzen des Präparats es erlauben" — Forderungen, denen seine eigenen Präparate in vollem Umfange entsprechen.

Wir brauchen nach dem Gesagten auf die sonstigen Veröffentlichungen über fibrilläre Structuren (Becker, Kronthal u. A.) hier nicht näher einzugehen; nur die mit einer eigenen Methode gewonnenen Resultate Mann's[2]), die sich mit den Bethe'schen zum Theil decken (vergl. besonders Satz 4 und 6), mögen hier angeführt sein:

1. Die Peripherie aller Nervenzellen wird von einer breiten Zone eingenommen, die im Ursprungshügel des Nervenfortsatzes besonders mächtig ist und die keine Nissl'schen Körperchen enthält.

2. Die Fibrillen haben einen welligen Verlauf, theilen sich in den dendritischen Fortsätzen nicht und laufen in der Peripherie der Zelle ebenfalls ungetheilt.

3. Fibrillen sind immer zu Bündeln angeordnet, auch in sympathischen Zellen und in den Spinalganglienzellen; in den letzteren lassen sich zwei Bündel, dem centralen und peripheren Fortsatze entsprechend, unterscheiden und zwar bilden sie im Zellleib einen Wirbel, der die directe Fortsetzung der extracellulären Schraubenwindungen des Nervenfortsatzes bildet.

4. Fibrillen ziehen von einem dendritischen Fortsatze zu anderen und auch zum Nervenfortsatz und in demselben dendritischen Fortsatze von einem Zweige zum anderen (Purkinje'sche Zellen des Kleinhirns, Riesenpyramiden des motorischen Gebietes im Grosshirn und in Vorderhornzellen).

5. Die Fibrillen liegen in einer lymphähnlichen Flüssigkeit und sind in normalen Zellen, ausser nach ausgedehnter Inanition, nie den Nisslkörpern angelagert.

---

1) Verhandlungen der anatom. Gesellschaft. Kiel, April 1898.

2) Ebenda.

6. Die Fibrillen sind die einzigen Elemente, die die Ranvierschen Einschnürungen durchsetzen.

Wie erklären sich nun die Vertreter der Fibrillenlehre die Thatsache, dass nach ihren Methoden Continuität besteht an den Stellen, wo in Golgi-Präparaten freie Endigungen sichtbar sind?

Wenn sie nicht annehmen wollen, dass es etwa der Imprägnirungsact bei dem Chrom-Silber-Verfahren sei, der die Verbindungen an den zartesten Stellen mechanisch zerstört und unterbricht, müssen sie sagen, dass das Golgi'sche Verfahren, bei dem bis jetzt Niemand genau weiss, was chemisch-physikalisch vor sich geht, nicht den wesentlichen Bestandtheil der nervösen leitenden Elemente zur Anschauung bringt.

In der That bewegen sich in dieser Richtung die Aeusserungen, die Bethe[1]) zu dieser Frage thut:

„Die Neuronenlehre basirt auf den Resultaten der Golgi'schen Methode, zum allerwenigsten auf der Ehrlich'schen Methylenblaumethode; denn diese wurde immer nur da als beweiskräftig angesehen, wo die mit ihr gewonnenen Resultate die Neuronenlehre zu bestätigen schienen. Der vielfach mit Hilfe der Methylenblaumethode (und anderer Methoden) geführte Nachweis, von breiten Anastomosen zwischen Ganglienzellen wurde ignorirt. (Unter dem Epithel und an den Blutgefässen vom Frosch und anderen Wirbelthieren, unter dem Epithel bei Raupen, bei Krebsen, bei Würmern und Cölenteraten, im Darm von Würmern u. s. w.) Nun ist aber die Golgi'sche Methode eine Methode, die nur wahrscheinlich machen, event. bestätigen, aber nie beweisen kann, weil sie nie ein vollständiges Bild von einem nervösen Element giebt, und, wie ich zu beweisen im Stande bin, häufig direct die natürlichen Verhältnisse fälscht.

Die Neuronenlehre war durch sie weder bewiesen noch wahrscheinlich gemacht, sondern die Frage, ob Contact oder Continuität, welche die neue Methode wachrief, stand nach den vielen Hunderten von Golgi-Arbeiten ebenso ungelöst da, wie Anfangs.

---

[1]) Die von M. v. Lenhossek gewünschten Aufklärungen. Neurol. Centralblatt. 1899, S. 538.

Bei der Golgi'schen Methode wird die Substanz inkrustirt, in welche die Neurofibrillen eingebettet sind; da nun von Apathy und mir gezeigt ist, dass in den meisten Fällen diese Substanz die Fibrillen nicht auf ihrem ganzen Wege begleitet, so kann die Golgi'sche Methode, wenn sie sonst auch zu derartigen Untersuchungen zu gebrauchen wäre, garnicht mehr in dieser Frage mitreden. Sie täuscht Endigungen vor, wo keine sind; das können wir heute sicher behaupten. Wir stehen vor dieser Frage als einer ganz offenen, haben garnicht die Befunde der Golgi'schen Methode, welche in übertriebener Werthschätzung derselben mit der vorliegenden Frage in Zusammenhang gebracht wurden, zu discutiren."

Sobald feststeht, dass das Silberverfahren wirklich nur die Perifibrillärsubstanz zur Anschauung bringt, wird gegen diese Deduction nichts mehr einzuwenden sein; das letzte Wort hierbei behält dasjenige technische Verfahren, welches die letzten sichtbaren nervösen Elemente mit der grössten Genauigkeit als individuelle Bestandtheile erkennen lässt, und dass darin die Originalpräparate von Apathy und Bethe allen Silberbildern weit überlegen sind, kann einem unparteiischen Beurtheiler nicht zweifelhaft sein. —

Ein lehrreiches Beispiel für die Wellenbewegung in allem wisenschaftlichen Fortschreiten ist es, dass ganz ähnliche Anschauungen, wie diese allermodernsten, vor einem Menschenalter, wenn auch mehr erschlossen, als methodisch begründet, ausgesprochen worden sind, um dann in der Zwischenzeit wieder in den Hintergrund zu treten.

1871 gab Max Schultze[1]) die schon oben erwähnte Darstellung vom fibrillären Bau der Ganglienzellen und Nervenfasern, aus der einige Sätze hier folgen mögen. — Es besitzt: „eine solche Ganglienzelle, aus welcher ein Axencylinder-Fortsatz für eine peripherische Nervenfaser entspringt, die Bedeutung eines Anfangsorganes für diesen Axencylinder möglicher Weise nur in dem Sinne, als die Fibrillen, welche den Axencylinder zusammensetzen, ihm auf dem Wege der verästelten Fortsätze zugeführt werden, die Fibrillen

---

[1]) l. c.

also, welche man die Ganglienzellensubstanz durchziehen sieht, in der Zelle nicht ihren Ursprung nehmen, sondern in derselben nur eine Umlagerung erfahren, behufs Formirung des Axencylinders und Ueberleitung in andere verästelte Fortsätze."

Max Schultze hält es seinen Beobachtungen zufolge für „denkbar, dass ein wirkliches Ende von Fibrillen im Gehirn und Rückenmark gar nicht existire, das heisst, dass alle Fibrillen an der Peripherie entspringen, die Ganglienzellnn also nur durchsetzen."

„So wird die Ganglienzelle zu einem Knotenpunkte zahlloser aus den verschiedensten Regionen des Nervensystems stammender Einzelfibrillen, deren ein aus diesen gesammeltes Bündel als Axencylinder zu einer Faser zusammengefasst und, mit Markscheide umgeben, sofort peripherisch verläuft, die andere unbekannte Wege ziehen". — Die Uebereinstimmung mit den neuesten Lehren bedarf keiner besonderen Hervorhebung; indessen ist diese Thatsache nicht dazu verwertbar, um die neueren Ergebnisse in ihrer Bedeutung herabzusetzen. Wenn man die Abbildungen von Max Schultze (l. c.) betrachtet, empfindet man Respect vor der Kraft der Intuition, mit der er an wenig vollkommenen Präparaten Verhältnisse überblickte und Beziehungen erschloss, deren Nachweis an technisch unanfechtbaren Schnitten noch fast 30 Jahre voll intensiver mikroskopischer Arbeit auf sich warten lassen sollte; aber man muss dabei zugeben, dass das, was er gesehen und dargestellt hat, nicht identisch ist mit den jetzt demonstrirbaren Fibrillen von Apathy und Bethe.

Das gleiche gilt für das von Gerlach[1]) beschriebene, durch Vergoldung in der grauen Rückenmarkssubstanz dargestellte Netzwerk, welches er sich aus den Dendritenfortsätzen bilden lässt und aus dem später wieder Nervenfasern entspringen sollten — eine Annahme, die bekanntlich durch die die Neuronenlehre vorbereitenden Anschauungen vom „Nervenfilz" verdrängt worden ist; das Principielle an Gerlach's Netzwerk entspricht dem modernen „Elementargitter"; damit ist aber auch das Gemeinsame erschöpft. —

Es ist heute von Manchen schon fast wieder vergessen, dass auch Golgi (1891) die absolute Continuität im Nervensysteme be-

---

[1]) Von dem Rückenmark. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Bd. II, S. 665 ff.

hauptet hat, die durch unendlich fortgesetzte Theilung von Fasern, nnd damit durch Bildung eines ungeheuer feinen Netzwerkes („rete nervosa diffusa“) zu Stande kommen, und die es jeder einzelnen Zelle ermöglichen soll, mit einer unendlichen Zahl centraler Zellen und mit sehr verschiedenen Stellen des Nervensystems in functionelle Beziehungen zu treten.

Der Begriff des „Centrums“ fiele damit in dem Sinne des scharf umgrenzten Bezirkes, und die Funktion der centralen Regionen wäre abhängig zu denken von den peripherischen Beziehungen der Fasern. —

Als ein anderer Vorläufer der neuesten auf die Fibrillenlehre gestützten Anschauungen wäre auch Nansen zu nennen, der vor 12 Jahren aussprach, dass die Auffassung des Nervensystems als eines aus Zellen und Fasern zusammengesetzten Gebildes in dem bisherigen Sinne nicht richtig, dass es vielmehr in toto eine Art von Netzwerk sei, in dem die Ganglienzellen die Knoten- und Kreuzungspunkte der Fasern darstellten.

Auf die „Neuronenlehre“ haben alle diese Anschauungen keinen Einfluss geübt. —

Nicht ohne Interesse ist endlich das Zusammentreffen, dass die beiden Abkömmlinge des Ectoderms, Gliagewebe und Nervengewebe, gleichzeitige parallele Wandlungen in der Auffassung erfahren; in denselben Jahren, in denen der Versuch gemacht wird, die Ganglienzellen zu entthronen und die Herrschaft der Fibrille zu verkünden, fallen die Veröffentlichungen von Weigert über die Emancipation der Gliafasern von den Gliazellen.

Welche Aufnahme haben nun die neuesten Anschauungen über die Histologie und Physiologie des Nervensystems bei den Vertretern der interessirten Disciplinen gefunden?

Wie es zu erwarten war, stehen auch in der Kritik die Meinungen lebhaft einander gegenüber.

Neben kühl abwartenden Urtheilen, neben anderen, aus denen das deutliche Unbehagen über die Zumuthung spricht, die kaum bezogene behagliche Wohnung der Neuronenlehre schon wieder verlassen zu sollen, finden wir enthusiastische Aneignung und Weiterbildung der neuen Lehre, wie bei Nissl[1]), motivirte Ablehnung auf Grund mangelnden Beweises wie bei Lenhossek[2]), Anerkennung des neu gefundenen Thatsächlichen ohne Aneignung aller Consequenzen, und unter Festhalten an der biologischen Einheit des Neurones, wie bei Edinger[3]).

Auf die Aeusserungen dieser Genannten muss etwas genauer eingegangen werden.

Nissl erkennt zwar an, dass der absolut bindende Beweis für die Richtigkeit der neuen Auffassungen noch nicht erbracht ist, hält dieselben aber bereits für „weit besser begründet“, als es die Neuronenlehre jemals gewesen sei.

Das Wesentliche an den Ergebnissen von Apathy und Bethe fasst er dahin zusammen: „dass das Nervengewebe nicht mehr, wie

---

[1]) Münchener medicin. Wochenschrift. 1898, No. 31—33 (dort Angabe seiner früheren Arbeiten und sonstige Literatur).

[2]) Neurolog. Centralblatt 1898, S. 944 und 1899, S. 242 und 301.

[3]) Schmidt's Jahrbücher. Bd. 262, S. 65.

bisher als ein Staat von zahllosen Nervenzellenindividuen aufgefasst werden darf, die sozusagen einen theils sehr grossen, theils einen kleineren Actionsradius besitzen, sondern wir müssen uns das Nervengewebe aus Nervenzellen und einer specifisch nervösen Substanz, nämlich aus der fibrillären Substanz bestehend denken."

„Diese ist, wenn ich mich nicht täusche, als ein specifisch differenzirtes Nervenzellenprotoplasma aufzufassen, als eine lebende Substanz, die dem Nervenzellenprotoplasma entstammt und in ihrer differenzirten Gestalt zu der kernhaltigen Zelle zwar zweifellos in einem innigen Abhängigkeitsverhältniss steht, aber trotzdem ihr gegenüber in anderer Hinsicht doch auch eine ganz erhebliche Selbstständigkeit besitzen muss, wie sie sich denn auch zu einem grossen Theile räumlich ausserhalb der Zelle entwickelt und fortbesteht.

„Diese fibrilläre Substanz scheint .... die Trägerin der nervösen Function zu sein; sie stellt also die höchste Differenzirungsstufe des Zellprotoplasmas im thierischen Körper dar".

Als nächste Aufgabe nach dem Nachweis der Fibrillen in Ganglienzellen und Nervenfasern bezeichnet er die Feststellung des anatomischen Verhaltens der fibrillären Substanz ausserhalb der Zellen und Fasern, die Frage also nach dem Wesen der grauen Substanz.

Die Nervenzellen und ihre Verästelungen sind nach ihm kein Criterium mehr für die graue Substanz; „durch die Verurtheilung der Neuronenlehre ist der Begriff graue Substanz wieder in seine alten Rechte getreten; er bedeutet wieder den dem grauen Nervengewebe eigenthümlichen Gewebsbestandtheil". Speciell für die graue Hirnrinde erscheint es ihm ganz ausgeschlossen, „dass die Summe der von den Dendritenverästelungen, von den Gliazellkörpern und ihren protoplasmatischen Ausläufern, ferner des von den Weigert-schen Gliafasern, sowie von den Markfasern und den marklosen Axencylindern ausgefüllten Raumes auch nur annähernd den mächtigen Substanzmassen entspricht, welche sich in der 2. und 3. Meynert'schen Schicht zwischen Nerven- und Gliazellen, sowie zwischen Mark- und Axenfasern und den gliösen Fasern befinden und je nach der Vorbehandlung bald feinkörnig molecular, bald körnig-faserig, bald mehr spongiös-schwammartig, bald mehr netzartig aussehen."

„Damit ist also der stricte Beweis geliefert, dass es eine graue Substanz im Sinne eines eigenartigen histologischen Bestandtheiles des nervösen Gewebes giebt.“

Dieser eigenartige Bestandtheil in den als grau bezeichneten Centraltheilen würde wahrscheinlich identisch sein mit dem von Apathy und Bethe angenommenen allerfeinsten zusammenhängenden Gitterwerke aus Elementarfibrillen. Die Theilung der functionellen Leistung zwischen Nervenzellen und fibrillärer Substanz stellt sich Nissl so vor, „dass von den Nervenzellen aus die Stoffaufnahme, Stoffumsetzung und die Stoffabgabe der grauen Substanz und der Fibrillenbahnen geregelt wird, sowie dass ihnen die Aufgabe zufällt, die zur Hervorbringung gewaltiger Arbeitsleistungen nothwendigen Spannkräfte in einer Form aufzustapeln, dass bei den kleinsten Anreizen genügende lebendige Kraft der nervös functionirenden Substanz zur Verfügung steht.“

In der Frage der Entstehung dieser fibrillären Substanz ist Nissl der Meinung, dass die Nervenzellen dieselbe produciren, dass sie die Bildner der grauen Substanz sind, wenngleich die Art und Weise, wie das geschehen mag, völlig unbekannt ist. „Möglicher Weise differenzirt sich das Protoplasma vieler Neuroblasten vollständig zu nervöser Substanz um, möglicher Weise findet die Differenzirung erst dann statt, wenn der Neuroblast zur Nervenzelle geworden ist und die nervöse Substanz wächst dann aus der Zelle heraus, möglicher Weise findet beides nicht statt.“ Jedenfalls hält Nissl zur Zeit ausgedehnte Untersuchungen über die histogenetische Entwickelung der Centralorgane für dringend nothwendig.

Die Neuronenlehre erklärt Nissl (hier wie an anderen Stellen) in mannigfachen energischen Wendungen als definitiv abgethan.

Nissl beschränkt sich also nicht darauf, sich die Betheschen Folgerungen anzueignen; er erweitert dieselben in speculativer Weise, von der sich voraussagen lässt, dass sie lebhaftesten Widerspruch erleben wird.

Die Vorstellung, die er von der fibrillären Substanz giebt, drückt dieselbe zu einer Art von Intercellularsubstanz herab, und es wird uns einstweilen noch schwer, uns ein derartiges Gewebe als Träger der höchsten Functionen des thierischen und menschlichen Organismus vorzustellen.

Auch die Berechnung der möglicher oder wahrscheinlicher Weise

vorhandenen verschiedenen Gewebsbestandtheile in der Hirnrinde, aus der die Nothwendigkeit der Anwesenheit einer besonderen „grauen Substanz“ herausspringen soll, weist vorläufig noch zu viele Unbekannte auf, um überzeugend zu wirken.

Lenhossek hat an verschiedenen Stellen die einzelnen Arbeiten von Apathy und Bethe in kritischen Referaten beleuchtet; in den Nummern 6 und 7 des neurologischen Centralblattes 1899 giebt er eine eingehende Kritik der von Bethe aus der Fibrillenlehre gezogenen Consequenzen, wobei er auch Nissl's Wendungen lebhaft entgegentritt, in denen dieser das Ende der Neuronenlehre bereits als ausgemachte Thatsache behandelt.

In folgenden Sätzen formulirt er seine Stellung zu der Frage:

1. „Die Neuronenlehre ist nicht erschlossen, sondern auf positiven anatomischen Anschauungen aufgebaut. Es ist noch von Niemandem der Beweis erbracht worden, dass die Anschauungen, auf die sie sich stützt, Trugbilder, Kunstproducte sind.

2. Die sporadischen anatomischen Angaben, die bis Apathy gegen die Neuronenlehre vorgebracht worden sind (Anastomosen u.s.w.) sind alle widerlegt worden. Apathy's Behauptung, dass die Elementarfibrillen im Neuropil ein zusammenhängendes Gitter bilden, ist bisher nicht bestätigt.

3. Die Physiologie kann gegen die Neuronenlehre nichts vorbringen.

4. Die Pathologie ist der Neuronenlehre günstig.

5. So lange die bisher isolirt dastehende Angabe vom extracellulären „Elementargitter“ von verschiedenen Seiten und auch für Wirbelthiere nicht Bestätigung findet, muss die Neuronenlehre als zu Recht bestehend anerkannt werden. Wie die Sachen heute stehen, ist Niemand berechtigt, zu sagen, dass „über die Neuronenlehre der Stab gebrochen“ sei, dass sie „den Todesstoss erhalten habe“[1]).

6. Sollte ein Uebergang von Elementarfibrillen aus einer Nerveneinheit in die andere nachgewiesen werden können, so würde die Neuronenlehre mit einer gewissen Einschränkung ihre Geltung doch noch weiter behaupten dürfen, ebenso wie auch die Zellenlehre

[1]) Citate aus Nissl.

ihre Geltung behauptet hat, trotz der an so zahlreichen Stellen nachgewiesenen Intercellularbrücken. Immer noch müsste der Begriff des Neurons festgehalten werden, als der eines genetischen Neuroblastenderivates und eines in sich abgeschlossenen trophischen Zellbezirkes.“

Eine besonders eingehende Besprechung widmet Lenhossek dem Bethe'schen (oben beschriebenen) Experimente an Carcinus maenas; er kommt dabei namentlich auf den Einwand zu sprechen, der, wie Bethe selbst angiebt, ihm von verschiedenen Seiten gemacht worden ist, dass er nämlich nicht die ganze Nervenzelle, sondern bloss einen Theil davon entfernt habe, indem die protoplasmatischen Aufsplitterungen im Neuropil bei der Operation stehen geblieben seien. „Dieser Einwand muss als stichhaltig anerkannt werden, und im Lichte dieser Ueberlegung verliert auch der Befund Bethe's viel von seinem überraschendem Charakter. Es ist hier anzuknüpfen an die Versuche Verworn's (Allgemeine Physiologie, 1895, S. 492), aus denen hervorgeht, dass bei künstlich zerschnittenen Infusorien (Lacrymaria) auch die kernlosen Bruchstücke nicht nur einige Zeit lang noch fortbestehen, sondern auch fortfahren können, die dem unverletzten Thiere eigenthümlichen Bewegungen auszuführen und auf Reize in derselben Weise zu reagiren, wie das ganze Thier vor der Operation. Ein ähnliches Experiment liegt ja auch bei den Versuchen Bethe's vor. Ist doch das ganze Neuron genetisch als eine Zelle aufzufassen, in der das, was gewöhnlich Nervenzelle genannt wird, bloss den kernhaltigen Theil darstellt. Nach Entfernung des Zellkörpers bleiben immer noch die als Dendriten aufzufassenden Nebenzweige des Stammausläufers, also Theile des Plasmas zurück, und so ist es nicht zu verwundern, wenn das Spiel jener einfachen Functionen, die an dieses Plasma geknüpft sind, eine Zeit lang noch fortbesteht.“

Ich kann diesen Ausführungen Lenhossek's volle Beweiskraft nicht zugestehen.

Nach den bisherigen Anschauungen über das Neuron hat man in functioneller Beziehung die Meinung gehabt, dass alle Theile des Neurons für ein intactes Functioniren nothwendig seien, und wenn man von der „Zelle“ sprach, so meinte man, wie dies auch Bethe ausführt, den Hauptheil derselben, den eigentlichen Leib, den kerntragenden Theil; dass, um eine Betheiligung der Zelle zu

statuiren, die Annahme des Functionirens der peripherischen Fortsätze genüge, scheint mir ein ad hoc, zur Widerlegung der Betheschen Consequenzen aufgestellter Satz, mit dem allein Bethe nicht beizukommen ist.

Die Thatsache ist nicht aus der Welt zu schaffen: bei dem ersten Mal, dass es, unter besonderen Umständen, gelungen ist, den wesentlichen Theil einer Ganglienzelle experimentell auszuschalten, zeigt es sich, dass die physiologischen Vorgänge, für welche man die Mitwirkung der Zelle unerlässlich glaubte, auch ohne sie, und zwar für nicht einmal so kurze Zeit und ohne wesentliche Qualitätsänderung, vor sich gehen.

Das spätere Erlöschen der Function kann gegen die Tragweite der primären Folgen nicht verwerthet werden; dass die Zelle überhaupt überflüssig sei, hat ja Bethe nicht behauptet.

In die Allgemeingiltigkeit der Lehre, dass die Ganglienzellen als solche in toto für die nervöse Function absolut nothwendig seien, ist durch das Experiment von Bethe, darüber kann gar kein Zweifel bestehen, definitiv Bresche gelegt; damit ist nicht gesagt, dass es erlaubt sei, diese Consequenz auch im positiven Sinne zu verallgemeinern und allen Ganglienzellen bei allen Thierklassen die nervöse Function abzusprechen; das liegt keineswegs im Experiment.

Auf dem Wege der elektrischen Reizung mit Zeitbestimmung hat man bekanntlich schon wiederholt versucht (Exner, Gad und Joseph), festzustellen, ob der Reiz beim Passiren z. B. von Spinalganglien, oder des Ganglion nodosum so viel Zeit verliert, um ein Passiren der Zellen selbst wahrscheinlich zu machen; eine Einigung darüber ist noch nicht erzielt; von Gad stammt die Vorstellung, dass möglicher Weise das zeitraubende Passiren der Zelle nur im Interesse der Erhaltung der Zelle selbst stattfinde, die gewissermaassen dafür, dass sie die Bahn in gutem leitungsfähigem Zustande erhält, einen „Wegzoll“ erhebt.

Mit Bethe's Experiment ist diese Anschauungsweise wohl vereinbar.

•

In sehr ruhiger und klarer Weise formulirt neuerdings Edinger in seinem Jahresbericht in „Schmidt's Jahrbüchern“ seinen Standpunkt in der Frage.

Nachdem er das Thatsächliche der neuen Lehren zusammengefasst hat, sagt er: „Es erscheint uns zunächst von secundärer Wichtigkeit, ob man heute überall die anatomischen Grenzen des von einer einzigen Ganglienzelle abhängigen Nervengebietes nachweisen kann oder nicht, so lange keine Thatsache vorgebracht wird, die den Begriff des Neuron als biologische Einheit berührt. Eine solche liegt aber nicht vor. Ja, es lassen sich alle bis heute bekannten pathologischen Verhältnisse bei Untergang der Ganglienzelle und ihrer Ausläufer überhaupt nur deuten, wenn man auf dem Boden der Neurontheorie stehen bleibt, und diese Auffassung wird auch durch die neugewonnenen Fibrillenbilder nicht tangirt. Wir haben aber einen grossen Fortschritt in der Richtung gemacht, dass wir nun erfahren, wie innerhalb einer einzelnen Zelle Fasern aus anderen Zellgebieten sich mit solchen vereinen, die in der Zelle selbst Netze u. s. w. bilden, wie die Zelle, oft auch ein Durchgangspunkt für Fasern verschiedenen Herkommens ist.

Eine Abtrennung im alten Sinne, dass jede Zelle anatomisch für sich besteht, nur äusserlich in Beziehung zu Nachbarzellen tritt, ist wohl nicht mehr durchweg aufrecht zu erhalten. Aber um so mehr müssen wir daran festhalten, dass die Ganglienzelle (bezw. alle in sie eingehenden Fasern) eine biologische Einheit bildet. Man kann sich ganz leicht vorstellen, dass in solchen Einheiten die Sammlung und Neuvertheilung von Bahnen verschiedensten Herkommens erfolgt, ohne deshalb gleich die Einheit selbst aufzugeben.

Es war die Aufstellung des Neuronbegriffes eine wichtige That. Sie hat viele bisher als wirr erscheinende Bilder erklärlich gemacht, sie hat heuristisch ungemein vortheilhaft gewirkt und hat uns ganze Theile des Nervensystems (wir erinnern hier an die Retina, den Bulbus olfactorius, die Spinalganglien und die peripherischen Sinneszellen) erst verstehen lassen. Will man sie heute aufgeben, so muss vor Allem gezeigt werden, dass das Bekannte mit ihr nicht vereinbar ist. Das ist nicht gezeigt worden.“

In flüchtigen Umrissen und mit Ignorirung alles nicht unbedingt Hierhergehörigen wäre das etwa der Stand der Frage heute; wir sehen Ueberzeugung gegen Ueberzeugung stehen, beide sich

stützend auf den Augenschein der mikroskopischen Befunde, beide im festen Glauben an die Untrüglichkeit der Methode; die Neuronenlehre in der Vertheidigungsposition des Wartens auf die bindenden Beweise, die vielleicht in der verlangten Form niemals zu erbringen sein werden; die neue Lehre enthusiastisch überzeugt und im Angriffe mit den eiligen, verallgemeinernden Uebertreibungen operirend, wie sie neue Anschauungen im Jugendzustande zu begleiten pflegen und vielleicht begleiten müssen, wenn dieselben nicht von vornherein durch den passiven Widerstand der herrschenden Anschauungen erdrückt werden sollen.

Die Anhänger der neuen Theorien dürfen nicht erstaunt darüber sein, dass das neuverkündete Dogma nur langsam Gläubige findet; es ist nicht nur das immer wirksame natürliche Trägheitsmoment einer bestehenden Anschauung, was einem raschen Fortschreiten im Wege ist, sondern die grosse Ueberzeugungskraft, die einer auf so verschiedenen Wegen gefundenen und von so verschiedenen Seiten gestützten Lehre, wie es die Neuronentheorie ist, innewohnt; eine Position, wie die der Neuronenlehre wird ohne zwingende Argumente nicht aufgegeben. —

Kann das heute vorliegende Material als ein in diesem Sinne beweiskräftiges angesehen werden?

Wenn wir, ehe wir unsern eigenen Standpunkt in der Sache entwickeln, zusammenfassend überblicken, was denn nun Alles gegen die Neuronenlehre vorgebracht worden ist, so müssen wir sagen, dass die Einwendungen, ihre Richtigkeit zunächst einmal vorausgesetzt, für den Fortbestand der Lehre in sehr verschiedenem Maasse gefährlich wären.

Als wenig bedeutungsvoll in dieser Beziehung erscheinen da die Angaben, dass die Endaufspaltungen des einen Neurons den Kopftheil des anderen nicht berühren, sondern mit ihm eine Verschmelzung eingehen sollen; solange die Neurone im Uebrigen als Einheiten bestehen bleiben, ist das eine wirklich nebensächliche Frage; die oben citirten Ausführungen von Weigert sind in dieser Hinsicht vollkommen treffend.

Ganz anders steht es mit der Lehre von Bethe und Nissl, die, wenn sie richtig wäre, allerdings die ganze Neuronentheorie über

den Haufen werfen würde: das Wesentliche im Nervensystem ein continuirliches Netzwerk, ohne Anfang und Ende, die Zellen Kreuzungs- und Umlagerungsstätten, nur trophischer Functionen fähig und im Uebrigen unbetheiligt an dem Ablauf der nervösen Erregungsvorgänge, endlich, nach Apathy, die Ganglienzellen nicht mehr Bildner der langen Nervenfasern, die sich vielmehr aus aneinandergereihten umgewandelten andersartigen Zellen zusammensetzen sollen. —

Wir werden gut daran thun, bei der kritischen Analyse die verschiedenen Seiten des Neuronbegriffes auseinanderzuhalten; ein Theil der vorhandenen Widersprüche und Missverständnisse in der schwebenden Discussion rührt ja daher, dass bei dem Worte „Neuron" der eine die entwicklungsgeschichtliche Einheit, der andere das morphologische Individuum, der dritte die functionelle Einheit im Auge hat. —

Von der Fibrillenlehre wird das Neuron als entwicklungsgeschichtliche Einheit einstweilen gar nicht berührt.

Die Anschauungen über die Entwicklung des Neurons, die sich hauptsächlich auf die Untersuchungen von Kupffer und His, von Cajal, Lenhossek und Retzius stützen, dass nämlich von den frühesten Formen, in denen Ganglienzellen auftreten, von den Neuroblasten ein Fortsatz entsendet wird, der, lang auswachsend, die spätere Nervenfaser bildet, sind bis jetzt in keiner Weise erschüttert worden; es ist nicht einmal der Versuch dazu gemacht worden; es fehlen überhaupt darüber noch alle Untersuchungen nach den neuesten Methoden.

Es ist auch in der Frage der Histogenese des Nervensystems von den Fibrillendarstellungsmethoden in ihrer jetzigen Ausbildung vorläufig nicht viel zu erhoffen.

In dem Stadium der embryonalen Entwickelung, welches dabei in Betracht kommt, liegen die zelligen Elemente so dicht nebeneinander bei spärlicher Zwischenzellsubstanz, dass die Fibrillen sich nicht darstellen lassen; die Zellkerne reissen den Farbstoff mit solcher Energie an sich, dass die Fibrillen ungefärbt bleiben, wie dies Bethe bei seinen Ganglienzellbildern für die intracellulär in der Nähe des Kernes verlaufenden Fibrillen schon längst angegeben hat.

Die Frage, in welchem entwicklungsgeschichtlichen Verhältniss die fibrilläre Substanz zu den Zellen steht, ist zur Zeit

noch kaum angeschnitten, und auch Nissl, der im Uebrigen auf Apathy's und Bethe's Ergebnissen rasch eine systematische Theorie des Nervensystems aufgebaut hat, lässt den entwicklungsgeschichtlichen Punkt ganz offen.

Die von Apathy entwickelten Vorstellungen (ähnlich den vor Kupffer überhaupt herrschenden), dass nämlich die Nervenfasern aus hintereinandergereihten „Nervenzellen" (so genannt im Gegensatz zu den „Ganglienzellen") entstehen sollen, welche die im wesentlichen aus continuirlichen Primitivfibrillen bestehende leitende Substanz des Nerven produciren, gilt ihm selbst einstweilen nur für Wirbellose.

Auch Apathy[1]) stellt die Forderung der Untersuchung der histogenetischen Verhältnisse auf: „Bei Hirudineen deutet Alles darauf hin, dass die Ganglienzellen selbst keine Neurofibrillen produciren, sondern erst secundär von solchen durchwachsen werden. Es muss also andere Zellen geben oder wenigstens bis zu einem gewissen Stadium der Histogenese gegeben haben, welche Neurofibrillen als specifisches Zellproduct herstellen. Diese Zellen glaube ich auch im entwickelten Organismus der Hirudineen (und auch von Lumbricus und mehreren anderen Wirbellosen) gefunden zu haben.

Entwickelungsgeschichtlich habe ich bisher nur so viel ermitteln können, dass die späteren leitenden Bahnen ursprünglich protoplasmatische Zellbrücken sind. Zu Nerven werden diese erst dann, wenn in ihnen die Neurofibrillen erscheinen, ebenso wie ein protoplasmatischer Fortsatz einer Zelle erst dann zur Muskelfaser wird, wenn darin contractile Substanz in Form von Myofibrillen erschienen ist.

Das grosse Problem der Histogenese des Nervensystems besteht nur darin, zu entscheiden, welche Glieder der ab ovo protoplasmatisch verbundenen Zellenkette die Neurofibrillen produciren.

Die späteren Ganglienzellen scheinen es nicht zu sein, und auch zellenphysiologische Erwägungen schliessen es aus, dass sie es sind.

Das Problem wird aber sofort gelöst sein, sobald es uns gelingt, die Neurofibrillen gleich bei ihrem ersten Auftritt so deut-

---

[1]) Proceedings of the internationd Congress of Zoology. Cambridge 1898.

lich wie in späteren Stadien und besonders im entwickelten Organismus zu differenziren. Es genügt noch nicht, nachzuweisen, dass z. B. eine embryonale Ganglienzelle einen Fortsatz in die Anlage einer ventralen Wurzel sendet. Es muss auch nachgewiesen werden, dass in diesem Fortsatz und in der Ganglienzelle Neurofibrillen entstanden sind, bevor diese letzteren mit anderen Zellen in Verbindung getreten sind, oder, da ja solche Verbindungen meist ab ovo vorhanden sein werden, dass die Neurofibrillen zuerst in der Ganglienzelle aufgetreten und aus dieser weiter gewachsen sind".

In Summa also: wo die Neurofibrillen herstammen, weiss kein Mensch; unsere Aussichten, es zu erfahren, sind zur Zeit nicht gross; entwickelungsgeschichtliche Beweise gegen die Annahme, dass die Nervenfasern, speciell die functionell wesentlichen Theile, die Fibrillen, von den Ganglienzellen her ihren Ursprung nehmen, sind nicht vorgebracht; der entwickelungsgeschichtliche Neuronbegriff ist also einstweilen ganz unberührt. —

Die histologische Einheit des Neurons dagegen lässt sich bei unparteiischer Beurtheilung nach dem jetzt vorliegenden Material nicht mehr aufrecht erhalten; dieselbe fällt mit dem Momente des Nachweises, der als geführt anzusehen ist, dass in dem Gefüge der Ganglienzellen und ihrer Ausläufer Fibrillen vorhanden sind, die gewissermaassen hier nur eine Gastrolle geben, da sie, von aussen kommend, ein Stück weit in einem oder mehreren Fortsätzen verlaufen, um dann das Zellgebiet wieder zu verlassen, und vielleicht in einer oder mehreren anderen Zellen das gleiche Verhalten zu wiederholen; sie fällt mit der Annahme einer ununterbrochenen Continuität der Fibrillen, die für die Wirbellosen bewiesen scheint.

Man muss sich darüber klar sein, dass das Neuron entwickelungsgeschichtlich eine Einheit sein kann, ohne es im ausgebildeten Zustande zu bleiben; für jedes noch so complicirt gebaute Gewebe existirt ein Stadium, in dem die dasselbe zusammensetzenden Theile Zellindividuen darstellen; freilich wäre das, wenn man die Fibrillenlehre anerkennt, eine individuelle Existenz von nur kurzer Dauer, die ausserdem vielleicht wegen ihres

allgemeinen Vorkommens bei allen Geweben nicht als unterscheidend für das Nervengewebe herangezogen werden dürfte.

Immerhin würde es auch die Anschauungen über das fertige Neuron beeinflussen müssen, wenn es sich herausstellen sollte, dass die langen Fibrillenzüge in demselben Umfange, wie sie trophisch von einer Ganglienzelle abhängen, auch entwickelungsgeschichtlich als von ihr abstammend angesehen werden müssen. —

In den Anschauungen über die trophischen oder, wie der neue Ausdruck lautet, nutritorischen Beziehungen zwischen Zellen und Fibrillen stehen übrigens die Anhänger der neuen Lehre der Neuronentheorie näher, als sie selbst glauben.

Bethe z. B. nimmt an, dass eine jede Ganglienzelle ein bestimmtes Gebiet nutritorisch beherrscht, also wohl auch einen Theil des zwischen den Ausläufern von zwei Ganglienzellen gelegenen intermediären Elementargitters; will man hier nicht ein mittleres Stück annehmen, das fähig ist, ohne jeden trophischen Zelleinfluss zu existiren, so muss eine Grenze vorhanden sein, an welcher der trophische Einfluss einer Ganglienzelle aufhört, der einer anderen anfängt, eine Grenze, die sich ja normaliter anatomisch gar nicht abzuheben braucht; damit kommen wir also den bisherigen Anschauungen wieder sehr nahe, nur dass die Grenze nicht durch freie Endigungen gegeben wäre, sondern in einer irgendwie gestalteten Linie durch das (— NB. bei Wirbelthieren nicht nachgewiesene —) Elementargitter hindurchliefe.

In der Frage nach der Physiologie des Neurones ist ausser Bethe's oben erwähntem Experiment an Carcinus maenas etwas wesentlich Neues nicht beigebracht worden.

Für Wirbelthiere ist die Ausführung der gleichen oder einer ähnlichen die Ganglienzellen isolirenden Operation durch den Bau ihres Nervensystems ausgeschlossen; dass aus Bethe's Experiment keine für die ganze Thierreihe bindenden Schlüsse gezogen werden dürfen, ist oben bereits ausgesprochen; er selber führt ja auch aus, dass die Entbehrlichkeit der Ganglienzellen schon je nach ihrem Verhältniss zur fibrillären Substanz bei verschiedenen Thierklassen eine verschiedene sein muss.

Die Physiologie wird überhaupt wenig Beweismaterial für

oder gegen die Neuronenlehre beibringen können, da ihre Erfahrungen sich ebenso wohl mit der Annahme selbstständiger nervöser Individuen erklären lassen, wie ohne dieselbe.

Es lässt sich das z. B. leicht zeigen an den Einwänden, die Semi Meyer in seiner neuesten Veröffentlichung (l. c.) auf Grund eines Bernstein'schen Versuches gegen die Annahme eines nervösen continuirlichen Gitters erhebt.

Bernstein[1]) hat durch Beobachtung der negativen Stromesschwankung bei Reizung der hinteren und vorderen Wurzeln festgestellt, dass nur bei Reizung der hinteren, also in der Richtung des normalen Reflexes, eine negative Stromesschwankung auftrat, nicht aber bei der umgekehrten Anordnung. „Der angestellte Versuch beweist, dass sich die Reizwelle nicht bis zur hinteren Wurzel fortpflanzt, dass demnach der Reflexbogen im Mark an irgend einer Stelle eine ventilartige Einrichtung besitzt, welche den Durchgang der Reizwelle nur in einer Richtung gestattet. Besteht ein einfacher Reflexbogen nur aus einem sensiblen und einem motorischen Neuron, so könnte diese Stelle zwischen dem Endbäumchen der sensiblen Faser und der motorischen Ganglienzelle resp. ihren Dendriten liegen, oder an dem Ursprunge der motorischen Faser in der Ganglienzelle.“

S. Meyer folgert daraus: „mir scheint dieser Befund dagegen zu sprechen, dass im Centralnervensystem die Uebertragung der Erregungen einfach in einem continuirlichen Neuritennetzwerk geschieht, denn die Neuriten können ja bekanntlich die Erregung nach beiden Richtungen leiten, und es wäre nicht einzusehen, weshalb dies in einem Netzwerk weniger der Fall sein sollte, als in einem unverzweigten Neuriten.“ Meiner Meinung nach kann das Experiment von Bernstein nicht gegen die Annahme eines continuirlichen Netzwerkes verwerthet werden; es müssen ja in einem solchen, um die physiologischen Erregungsvorgänge in bestimmten Richtungen zu leiten, vorhandene Widerstände angenommen werden; die Erregungen betreten, so hätten wir uns vorzustellen, die Bahnen des geringsten Widerstandes; das Experiment besagt nur, dass der Reizungsvorgang auf dem der

---

[1]) Versammlung mitteldeutscher Psychiater und Neurologen. 1897. — Archiv für Psychiatrie. Bd. 30, S. 651.

physiologischen Richtung entgegengesetzten Wege einen zu grossen Widerstand vorfindet; es besagt aber an sich gar nicht, an welche Elementartheile man sich diesen Widerstand gebunden zu denken hat. — Die ganze Summe der physiologischen Beobachtungen über vicariirendes Functioniren, sowie über die Ausbreitung der reflectorischen Erregungen z. B. in der grauen Säule des Rückenmarkes verträgt sich ebensogut mit der Annahme eines continuirlichen Netzwerkes, wie mit den Vorstellungen, wie sie die Neuronenlehre entwickelt hat. — Schon die zahlreichen feineren histologischen Einzelheiten der Neuronenlehre, speciell die Einrichtung der Collateralen, hatten, wie Gad[1]) sich ausdrückt, „die Physiologie zunächst in einen unbehaglichen Zustand versetzt. Es ist ein embarras de richesse vorhanden; die Zahl der Erklärungsmöglichkeiten ist so enorm gestiegen, dass die sichere Erklärung dadurch in weite Ferne gerückt erscheint"; dieser unbehagliche Zustand wird noch vermehrt werden durch den Nachweis der Ubiquität der fibrillären Substanz und durch die experimentell motivirten Zweifel an der nervösen Function der Ganglienzellen.

Jedenfalls ist von physiologischer Seite kein Argument zu erwarten, welcher in der Frage des Fortbestandes der Neuronenlehre die eine oder die andere Wagschale zum Sinken bringen wird.

Auf dem für uns am meisten überzeugenden, auf dem eigentlichen Entscheidungsgebiete bewegen wir uns, wenn wir nun schliesslich fragen, wie weit die Ergebnisse der menschlichen und der thierexperimentellen Neuropathologie mit den neuen Anschauungen zu vereinigen sind. Durch die hier gewonnenen Erfahrungen ist die Neuronenlehre gross geworden; hier also müsste sie zuerst widerlegt werden.

Weder Apathy noch Bethe, die ja bei ihrem Ausgehen von der Zoologie zunächst dazu auch keinen Beruf hatten, haben die Richtigkeit der neuen Theorie an möglichst zahlreichen concreten Beispielen z. B. aus der Degenerationslehre geprüft; auch Nissl geht darauf nicht ausführlich ein.

---

[1]) Verhandlungen des XVI. Congresses für innere Medicin. Wiesbaden, 1898. S. 416—421.

Wir wollen als Prüfstein das classische Paradigma der Neuronenlehre, die motorische Bahn wählen, weil sie am besten gekannt und am übersichtlichsten aufgebaut ist.

Eine Zerstörung bestimmter Stellen der grauen Rinde, z. B. im Gebiete der linken Centralwindungen, erzeugt beim Menschen, sagen wir, eine Lähmung des rechten Beines; die willkürliche Bewegung ist aufgehoben, die Reflexerregbarkeit ist erhalten oder gesteigert, die Nerven und Muskeln des Beines bleiben (wenn wir von späten secundären Veränderungen durch Inactivität u. s. w. absehen) unverändert. Anatomisch finden wir in diesem Falle eine Degeneration der langen motorischen Bahn von der Rinde bis in das Lendenmark, in welchem aber die Ganglienzellen des rechten Vorderhornes zunächst nicht alterirt sind. Es reichen also vom Rindengrau trophische und functionelle Einflüsse bis herab zu den Ganglienzellen der grauen Rückmarkssubstanz — exclusive, aber nicht weiter. (Die in den Vorderhornzellen bei Hemiplegie z. B. eintretenden mässigen Veränderungen sind anerkanntermaassen zeitlich und dem Wesen nach ganz verschieden von directer secundärer Degeneration.)

Das rechte Bein kann willkürlicher Lähmung verfallen auch z. B. durch einen entzündlichen Process, der das rechte Vorderhorn zerstört; dann fehlen die Reflexe, und Nerven sowie Muskeln verfallen der Degeneration; der trophische und functionelle Einfluss der Ganglienzellen des Rückenmarkes erstreckt sich abwärts bis zu den Muskeln inclusive; die oberhalb der Ganglienzellen gelegenen Bahntheile bleiben sehr lange Zeit frei von allen Veränderungen.

Wir haben also hier zwei trophisch und functionell von einander isolirte Strecken Bahn mit selbstständiger Erkrankungsfähigkeit.

Für diese Thatsachen, die zu den sichersten der Neuropathologie überhaupt gehören, giebt die Neuronenlehre die Erklärung, dass jede der genannten Strecken einem nervösen, isolirten Individuum entspricht, das immer in ganzer Ausdehnung zu Grunde geht, wenn der Kopftheil zerstört wird, dass aber dadurch benachbarte oder anstossende, ja functionell mit ihm eng verbundene weitere nervöse Individuen direct nicht geschädigt werden, oder doch jedenfalls in ganz anderer Weise.

Wie will die neue Lehre von dem continuirlichen Fibrillengitter die Thatsache erklären, das zwischen diesen Zellen und diesen Fasern Beziehungen existiren, die keiner der beiden Gewebsbestandtheile mit irgend welchen anderen Theilen des Nervensystems wieder aufzuweisen hat?

Die Fibrillenlehre muss sagen:

In den beiden Beispielen ist das Wesentliche nicht die Zerstörung der Ganglienzellen — wenigstens hängt davon nur das Wegfallen des trophischen Einflusses ab —, sondern die gleichzeitige Zerstörung des zwischen den Zellen liegenden Elementargitters; die Lähmung tritt ein, weil an den Stellen des krankhaften Processes die Leitungsfähigkeit der Fibrillen unterbrochen ist, die von allen möglichen Stellen kommend, gerade an dieser Stelle sich zu der Leistung der nun ausfallenden Function zusammengefunden hatten.

Wir hätten da also das eigenthümliche Zusammentreffen, welches sich in allen pathologischen Fällen wiederholt, dass der trophische Einfluss der Ganglienzellen (in unserem Beispiel: der Hirnrinde) genau so weit abwärts reicht, wie der functionelle Einfluss des dazwischen liegenden Elementargitters (im Beispiel: bis zum grauen Vorderhorn); es wäre die weniger complicirte Vorstellung, beide Thätigkeiten an einer Stelle, nämlich in der Ganglienzelle selbst zu suchen. Indess würde das an sich nichts beweisen, da nicht immer das Einfachste das Richtige ist.

Um die mässigen Veränderungen im nur indirect geschädigten Neuron, also in Vorderhornzellen, peripheren Nerven und Muskeln bei cerebraler Hemiplegie z. B. zu erklären, kann die Fibrillenlehre einwenden, dass eben von der grossen Fibrillenstrecke Rinde-Pyramidenseitenstrangbahn ein gewisser kleiner Bruchtheil von Fibrillen die Vorderhornganglienzellen durchsetze, in die peripherische Bahn gelange, und hier, im Falle der Rindenzerstörung im Beispiel, die geringgradigen Veränderungen bedinge. Bis aber durch directen Nachweis degenerirender Fibrillen, die die betreffende Verlaufsart zeigen, der Beweis für diese Annahme erbracht sein wird, bleibt die alte Vorstellung in ihrem Rechte, dass es ein functioneller Einfluss ist, gleichviel welcher Art, der bei Untergang des einen Neurones das damit functionell verbundene zweite schädigt. —

Können wir denn nun vielleicht hoffen, aus der Untersuchung pathologischer Objecte eine differentielle Würdigung der Erkrankung und damit vielleicht der Function der Zellen oder des Elementargitters zu gewinnen?

Diese Hoffnung ist gering, da die meisten Affectionen gröberer Natur — Entzündungen, Hämorrhagien u. s. w. — immer beide Gewebsbestandtheile zusammen treffen, während bei den feineren Degenerationsvorgängen an Zellen und Zwischengitter schwer festzustellen sein wird, was das Primäre gewesen ist; es wird ein mikroskopischer Nachweis für die Selbstständigkeit der Fibrillen am pathologischen Objecte (erkrankte graue Substanz selbst) kaum zu erbringen sein.

Wenn wir Angesichts dieser Schwierigkeiten, die einem speciellen Nachweise entgegenstehen, schliesslich allgemeine Erwägungen heranziehen, dürfen wir zwar nicht vergessen, dass diese keine beweisende Kraft haben, und mehr nur eine Wahrscheinlichkeitsstütze abgeben können; immerhin sind sie es, die zur Zeit, in dem Widerstreit der auf Thatsachen gestützten divergirenden Meinungen, die Ueberzeugung des Einzelnen im Wesentlichen beeinflussen. Nehmen wir einmal an, die Neuronenlehre im Sinne der entwickelungsgeschichtlichen und histologischen Einheit sei durch schlagende Beweise aus der Welt geschafft, so bliebe dennoch in unseren Beispielen die Thatsache unberührt, dass ein bestimmt umgrenztes, auch färberisch vielleicht genau umgrenzbares Gebiet grauer Substanz mit weithin verlaufenden, genau abgrenzbaren Fasern eine trophische und functionelle Einheit bildet.

Dass die regionär abgegrenzte Function an die Zellen gebunden sei, ist uns bis jetzt feststehendes Dogma gewesen; es braucht deswegen nicht richtig zu sein, so sehr es uns zur Zeit noch widerstrebt, die alte Anschauung aufzugeben; wir haben aber, wenn wir offen sind, so wenig eine Vorstellung von den Beziehungen z. B. zwischen geistiger Thätigkeit und Zellprotoplasma, dass wir, wenn sonstige Gründe es wahrscheinlich machen würden, ebensowohl ein Fibrillennetz als den Träger dieser Function ansehen könnten.

Gilt dieses für die höchste Thätigkeit, deren unser Organismus fähig ist, so gilt es gewiss für tiefer stehende Vorgänge, wie Reflexe, automatische Bewegungen u. dgl.

Die Frage ist nur, ob ein genügender Grund vorliegt, die zelligen Elemente des Nervensystemes in einseitiger Weise in ihrem Werte für die nervöse Function nun auf einmal so gering einzuschätzen? Ist es wahrscheinlich, dass die Ganglienzellen, wenn man schon zugiebt, dass sie ein bestimmtes Gebiet ernähren, in der Function desselben gar nichts mitzureden haben? Sollen wir uns wirklich vorstellen, dass dieser colossale Apparat von Ganglienzellen der mannigfachsten Form nur die eine, im Verhältniss zu dem schöpferischen Aufwande der Natur dürftige Funktion hätte, als Depot von Nahrungsstoffen und Spannkräften zu dienen? Wo wäre sonst ein Analogon, dass ein specifisches Gewebe dazu eine solche Schaar von Extrazellen nöthig hätte?

Ich leugne auch, dass diese Annahme eine nothwendige Consequenz der Fibrillenlehre ist; zunächst ist nicht erwiesen, dass nur die Fibrillen das functionirende Element in den Zellen darstellen; sodann wäre es wohl möglich, dass Fibrillen mannigfachster Herkunft Ganglienzellen passiren, in ihnen Umlagerungen erfahren u. s. w., und dass es dennoch der Einfluss der Zelle wäre, nicht nur trophisch, sondern auch functionell, der das Gebiet der Fibrillenausbreitung in einer der entwickelungsgeschichtlichen Einheit entsprechenden Ausdehnung beherrscht, umsomehr, als dies dieselbe Ausdehnung des Gebietes ist, zu deren Annahme die pathologischen Erfahrungen nöthigen.

Die gleichen Erwägungen gelten für alle Fälle experimenteller Degeneration, für die Veränderungen der Ganglienzellen nach Reizung oder Zerstörung ihrer peripherischen Organe u. s. w.

Ein Blick auf das reiche Erfahrungsmaterial an pathologischen Resultaten genügt, um erkennen zu lassen, dass zu einer neuen Beantwortung der dabei sich ergebenden Fragen die im Vergleiche damit spärlichen Thatsachen der Fibrillenlehre nicht entfernt eine genügende Grundlage abgeben, jedenfalls nichts Zwingendes haben.

Wenn schliesslich der Nachweis erbracht werden sollte, dass die neuen Anschauungen über die Vertheilung der Arbeitsleistung zwischen Zellen und Fibrillen in vollem Umfange richtig sind, so

würde auch das die Pathologie nicht nöthigen, den wohlbegründeten functionellen Neuronbegriff fallen zu lassen.

Schon jetzt ist es eine Abstraction, wenn wir bei Erörterung der anatomischen Veränderungen bei Lähmungen u. s. w. von einer Ganglienzelle und ihrem Axencylinder sprechen; das entzieht sich ja unserem Nachweise; wir meinen immer eine an einer Stelle vereinigte Vielheit von Zellen und die dazugehörigen Fasern; dieser „topographische“ Neuronbegriff wird bestehen bleiben, wie sich auch die Anschauungen über das individuelle histologische Neuron gestalten mögen; er ist nur eine Umschreibung des thatsächlichen Befundes, dass bestimmte Stellen grauer Substanz oder Gegenden mit Ganglienzellanhäufungen (wie z. B. die Spinalganglien) in gesetzmässiger Weise ihren trophischen und functionellen Einfluss auf bestimmte Entfernungen und Richtungen, und nur auf diese, erstrecken.

Die Neuronentheorie ist eine Hypothese, welche die Summe unserer Erfahrungen über feineren Bau, Zusammenhang und Function der nervösen Elemente in der bisher vollkommensten Weise zum Ausdruck brachte; hat sie sich eines Tages wirklich überlebt, so wird keine pietätvolle Liebhaberei sie zu conserviren vermögen. „Eine Hypothese,“ sagt Henle[1]) einmal, „die durch neue Facta verdrängt wird, stirbt eines ehrenhaften Todes; hat sie gar die Thatsachen, durch welche sie vernichtet wurde, selbst zu ihrer Prüfung heraufberufen, so verdient sie ein Monument der Dankbarkeit.“

Dieses „Monument der Dankbarkeit“ ist der Neuronentheorie schon wegen der zahllosen neuen Funde im Nervensystem sicher, die unter der Voraussetzung ihrer Giltigkeit gemacht worden sind, die aber selbst bei völliger Widerlegung der Neuronenlehre nicht hinfällig werden würden; einstweilen aber leugne ich, dass wir schon im Stadium des Monument-Errichtens angekommen sind; die Neuronenlehre ist noch nicht todt; wir erwarten erst noch die neuen Thatsachen, die sie aus der Welt schaffen sollen.

---

[1]) Handbuch der rationellen Pathologie. 1846. Vorrede.

Wenn wir aus vorstehenden Erwägungen das Facit ziehen, so müssen wir bei unparteiischer Beurtheilung des Werthes der von den streitenden Parteien vorgebrachten Argumente sagen:

1. Der Begriff des „Neurons“ ist nicht mehr in vollem Umfange aufrecht zu erhalten.

2. Durch das Thatsächliche der Fibrillenlehre ist die Annahme der entwickelungsgeschichtlichen Einheit des Neurons nicht erschüttert.

3. Die histologische Einheit des Neurons ist beim erwachsenen Thiere nicht mehr anzuerkennen.

4. Die Erfahrungen der menschlichen und der thierexperimentellen Pathologie nöthigen uns, an der trophischen und functionellen Einheit des Neurons festzuhalten, die durch das Aufgeben der histologischen Einheit nicht ausgeschlossen wird.

Literatur.

Ausser den im Texte aufgeführten Abhandlungen sei auf folgende allgemeiner gehaltene Arbeiten hingewiesen:

Schäfer: The nerve cell considered as the basis of neurology, Brain 1893, p. 134.

v. Lenhossek: Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen, Berlin 1895.

van Gehuchten: Anatomie du système nerveux de l'homme, 1897.

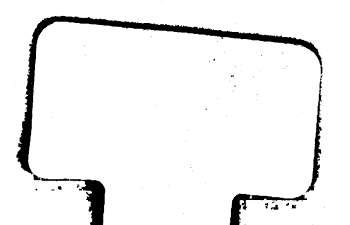
Smith Ely Jellife: Eine mehr als 400 Nummern umfassende Bibliographie über normales und pathologisches Verhalten der Nervenzellen in: Archives of Neurology and Psychopathology, Bd. I, No. 3.

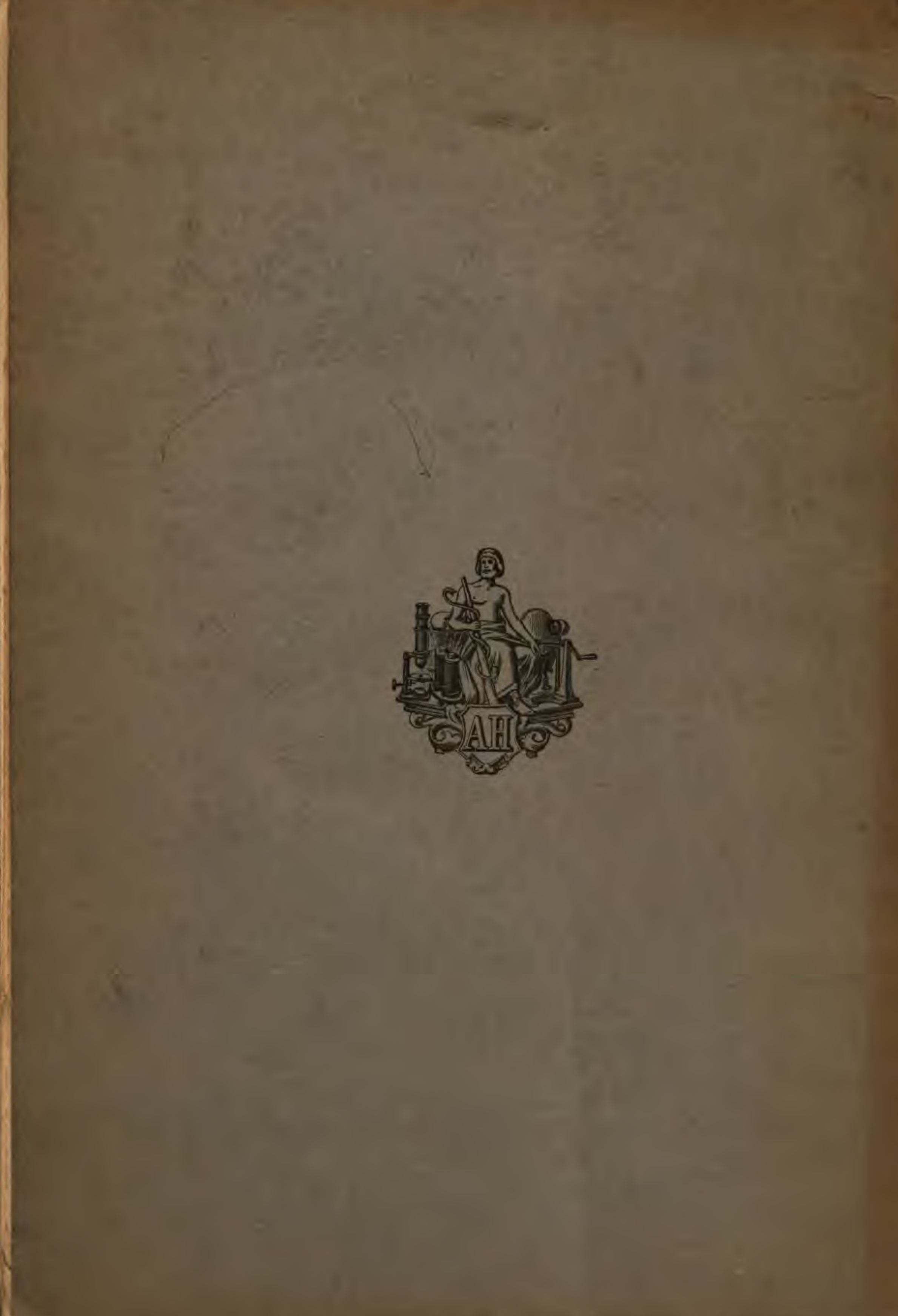
Adolf Meyer: Critical review of the Data and general methods and deductions of modern Neurology Journal of comparative neurology, Vol. VIII, Numbers III u. IV. (Verf. hält fest an der Neuronenlehre.)

Soeben erschien auch im Brain (Sommer-Nummer 1899) eine ausführliche Zusammenstellung (523 Nummern) der Literatur über normale und pathologische Histologie der Nervenzellen von Robertson.

Vergl. auch die regelmässig alle zwei Jahre erscheinenden Berichte von Edinger (resp. Edinger und Wallenberg) in Schmidt's Jahrbüchern.

Gedruckt bei L. Schumacher in Berlin.




AH